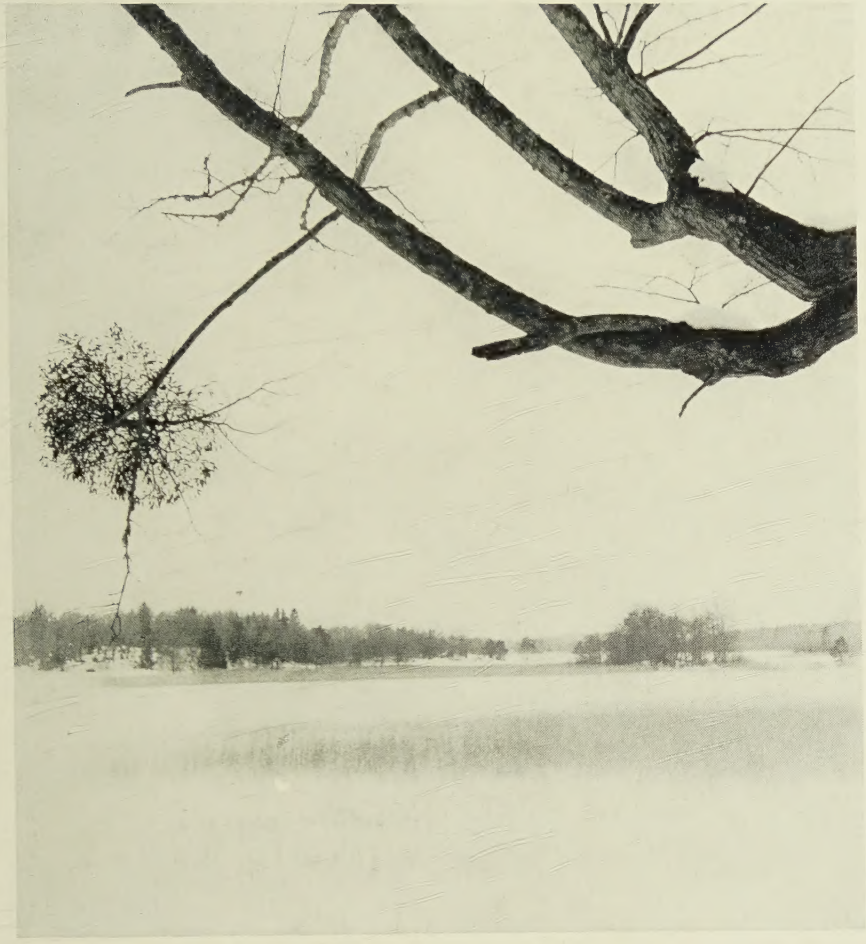


BERTIL WALLDÉN

Misteln

vid dess nordgräns

Uppsala. 1961

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548924_0044

MISTELN VID DESS NORDGRÄNS.

AV

BERTIL WALLDÉN.

Innehållsförteckning.

1. Inledning 428
2. Västmanland, Sveriges mistelrikaste landskap 430
3. Världens nordligaste mistelförekomst 432
4. Misteln och klimatet 433
5. Finns det olika klimatraser av mistel i Sverige? 440
6. Ökad utbredning under sista seklet 446
7. Snabb ökning av individantalet under de senaste decennierna . . 447
8. Samband mellan mistelökning och klimatförbättring? 450
9. Förutsättningar för rasbildning hos misteln 456
10. Mistelns värdväxter i Sverige 460
11. Är skogslinden en nödvändig förutsättning för större mistelförekomster i Sverige? 461
12. Andra värdväxter 465
13. Är lövträdsmisteln i Sverige uppdelad i underraser anpassade till olika värdväxter? 469
14. En immunbiologisk gåta 472
15. Kalkfaktorn 476
16. Mistelns näringsutbyte med värdväxten 478
17. Fåglar, som utför fröspridningen 480
18. Fåglar, som motverkar mistelns spridning, och andra skadegörare 489
19. Fåglarna och mistelns lokala utbredning 490
20. Hur långt sprids misteln av fåglarna? 491
21. Till frågan om mistelbärens hållbarhet och groning 493
22. Förökning genom adventivskott 494
23. Könskvoten 499
24. Misteln — en av våra tidigaste vårblommor 501
25. Några fenologiska anteckningar 504
26. Pollinationen 506
27. Långdistanspollination 515
28. Mistelns framtidsutsikter i Sverige 517
29. Mistelinventeringen 518
30. Sammanfattning 522
31. Zusammenfassung 526
32. Litteraturförteckning 543

1. Inledning.

Dessa undersökningar har huvudsakligen tillkommit åren 1944–1952 och sedan i olika avseenden kompletterats 1953–1961. Ursprungliga avsikten var endast att ta reda på, hur de rekordartat kalla vintrarna i början av 1940-talet hade påverkat det stora mistelbeståndet i Västmanland vid Mälaren. En annan betydande mistelförekomst, vid Berga säteri i Småland, sades nämligen ha lidit katastrofala skador. När så mitt intresse för denna märkliga parasit hade blivit väckt, framkom det ena problemet efter det andra, som pockade på svar. Misteln är för sin existens beroende av ett komplicerat samspel med omvärlden (fig. 1). Tre olika grupper av organismer står den i ovillkorligt beroende av, nämligen värdträden, de pollinerande insekterna och de fröspridande fåglarna. Dessutom utkämpar den här uppe en mer eller mindre hård kamp mot klimatet. Det visade sig, att den enorma litteraturen om misteln hade lämnat många hithörande frågor outredda, och beträffande de speciellt svenska förhållandena var åtskilligt ogjort. Här kommer växten att behandlas bl.a. med hänsyn till klimat, populationsdynamik, immunbiologi, fröspridning och pollination.

Misteln har spelat en stor roll som klimatindikator och tillmätts en central ställning i den postglaciala vegetationshistorien samt vid försök till datering av vår tidigaste jordbrukskultur. Det kvantitativa betraktelsesätt, som därvid tillämpats, har i denna undersökning i viss mån använts vid studiet av den recenta misteln. En och annan iakttagelse om våra dagars mistel kan kanske kasta nytt ljus över växtens uppträdande i det förgångna.

Den store föregångsmannen inom mistelforskningen, Münchenprofessorn Karl Freiherr von Tubeuf, ägnade en god del av sitt liv åt denna växt och krönte verket med sin 832 sidor dryga »Monographie der Mistel» (1923). Samtidigt samlade Innsbrucks-kollegan E. Heinricher material till ett fyrtiotal avhandlingar om misteln, och hans slutsatser stod ofta i stark motsats till Tubeufs. Slutligen försökte Danzig-professorn W. Wangerin att i en ny mistelmonografi (i »Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas» 1937) få fram en objektiv avvägning mellan stridiga ståndpunkter.

I Sverige har G. Andersson (1889), Suneson & Sandegren (1948), Öster & Linnman (1949) och M.-B. Florin (1957) lämnat bidrag till kännedomen om mistelns postglaciala historia och Lindman (1890) till blombiologin. Hård av Segerstad (1924),

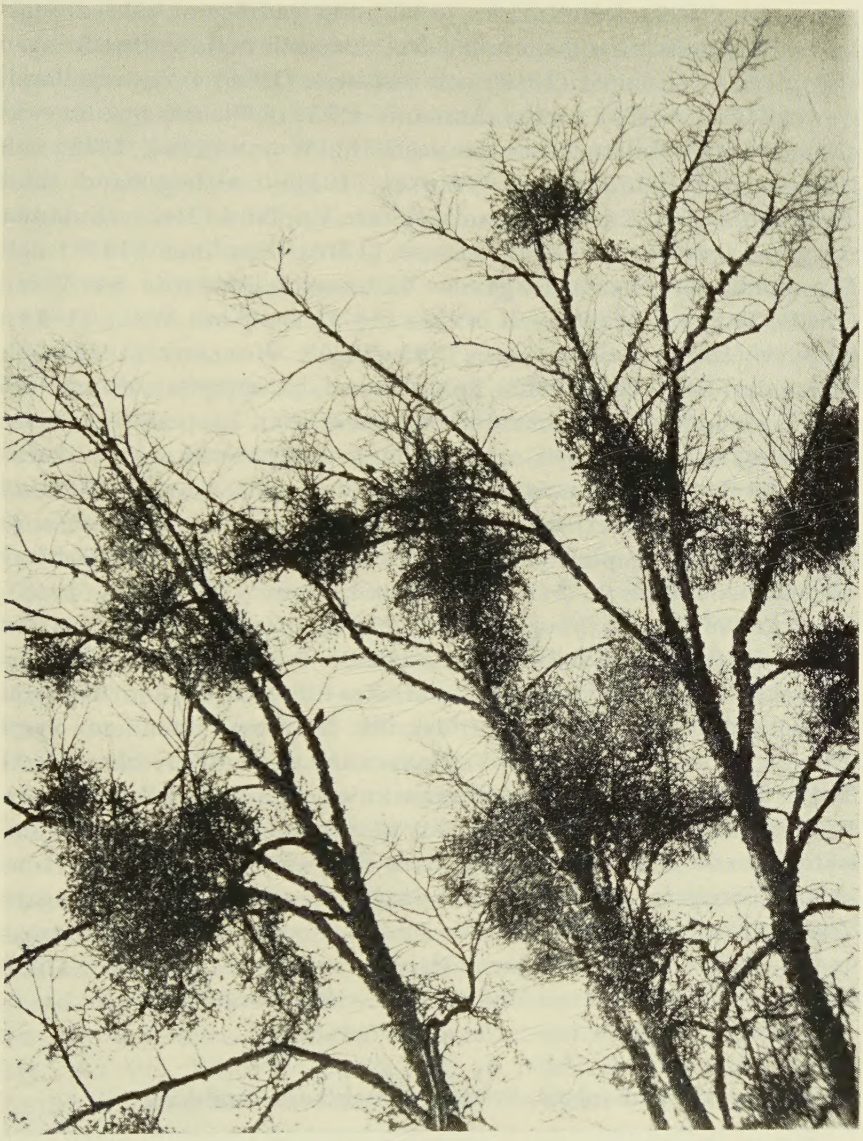


Fig. 1. Mistlarna är för sin existens beroende av tre slags organismer: värdträden, här *Tilia*, fruktspridande fåglar, här sidensvansen (*Bombycilla garrulus*), och pollinerande insekter, flugor. Den 15 april 1960 satt sidensvansar och åt av fjolårsbären samtidigt med att flugor pollinerade de fullt utslagna blommorna. Saxgarn, Ryttern.

ALMQUIST (1929) och HULTÉN (1950) har publicerat utbredningskartor. ALMQUIST har behandlat den äldre och nutida utbredningen i Uppland, LÖNNBERG (1918) och SKÅRMAN (1925) i Västergötland, GERTZ (1944, 1945) i Skåne, ALMBORN (1957) i Blekinge, AHLFVENGREN (1924) i Halland, LINDSTAM (1931), WIGER (1943, 1945) och HANSON (1950) i Småland, WAHLIN (1951) i Östergötland samt THEDENIUS (1871) i Södermanland och Uppland. Mera allmänna uppgifter finner man hos LYTTKENS (1916), SCHIÖLER (1933) och LAGERBERG (1947). I de gamla Västmanlandsflororna av WALL (1852), TROILIUS (1860) och IVERUS (1877) samt hos WALL (1844), v. POST (1844), SAMUELSSON (1923, 1925), WOLLERT (1936) och WALLDÉN (1955, 1956, 1958) finner man lokaluppgifter om misteln från Västmanland. De båda sistnämndas arbeten är specialuppsatser om denna växtart. I den omfattande populärvetenskapliga litteraturen förekommer, som man kunde vänta, mycken ovederhäftighet och ogenerad låneverksamhet från utländska källor av stoff, som inte alltid är tillämpligt på svenska förhållanden. Skönlitterärt har misteln behandlats av STEN SELANDER i »Natur i Uppland» (1948).

Det är för mig en stor glädje att få tacka professor G. EINAR DU RIETZ och fil. lic. MARGARETA WITTING-DU RIETZ för generös hjälpsamhet och uppmuntran vid detta arbetes tillkomst. Ett hjärtligt tack är jag också skyldig denna tidskrifts redaktör, intendent STEN AHLNER, intendent TORSTEN HASSELROT och läroverksadjunkt EVERT LJUSTERDAL för formell granskning. Upplysningar och hjälp av olika slag har jag dessutom fått av professor EDVARD BRUNIUS, lektor HELGE BRUUN, apotekare STIG EKSTRÖM, docent OLOV HEDBERG, amanuens LARS HEDSTRÖM, docent NILS HYLANDER, godsägare YNGVE JEANSSON, lektor RAGNAR JIRLOW, docent SVEN LINDE, amanuens INGVAR NORDIN, bagarmästare GÖSTA STRÖM, professor OLOF TEDIN och lektor SIGVARD WALLSTRÖM, vilka alla hjärtligt tackas.

Samtliga fotografier har tagits av författaren.

2. Västmanland, Sveriges mistelrikaste landskap.

Mistelns utbredning i det undersökta området framgår i stora drag av kartan fig. 2, som hämtats ur undertecknads »Västeråstraktens växt- och djurliv» (1955). Medan parasiten om sommaren är svår att upptäcka, där den döljer sig i värdväxtens grönska, framträder den under vinterhalvåret med utomordentlig tydlighet i de avlövade trädkronorna (plansch I). Det kan påstås, att så gott som varje mistelbärande träd i Västmanland vid den aktuella tiden, alltså fram till 1952,

blivit bokfört, antalet mistlar på varje träd antecknat och dettas artnamn fastslaget. Beträffande räkningen av mistlarna måste dock några reservationer göras. Ehuru kikare använts, har vissa felkällor inte kunnat undvikas. Det under vintermånaderna ofta otillräckliga och varierande ljuset är en sådan. En annan är, att det i starkt infekterade träd är alldeles omöjligt att göra en exakt räkning. Eftersom jag uteslutande litat till egna iakttagelser, har likväl en relativ enhetlighet i bedömningen kunnat uppnås. Jag antar, att en sådan här detaljerad »kyrkobokföring» av en växtart måste vara ett ganska unikt företag, omöjligt att genomföra beträffande de flesta växter.

Denna tidskrävande inventering, som från början kunde verka tämligen meningslös, gav emellertid efter hand flera intressanta resultat, som i sin tur krävde kompletteringar. Misteln är fridlyst, och från naturskyddssynpunkt har det varit av betydelse att kunna kontrollera markägarnas och allmänhetens framfart i mistelbestånden och att kunna bedöma verkningarna av den legitima avverkning, som förekommer. Med hjälp av detta material blev det dessutom bl. a. möjligt att påvisa, att mycket stora förändringar på kort tid kan inträffa ifråga om mistelns individantal. Detta är anmärkningsvärt, eftersom denna växt är vedartad och normalt mångårig, två omständigheter, som borde garantera en viss konstans i fråga om frekvensen. Till denna överraskande upptäckt skall jag återkomma i ett annat sammanhang.

Då den väsentligaste delen av mistelräkningarna 1952 var avslutad, kunde jag summera hop 28 634 mistlar i 1 864 träd. Eftersom under de år, som räkningen pågått, en betydande ökning förekommit hos de tidigast räknade mistelbestånden, kan det tryggt påstås, att mistelantalet 1952 vida översteg 30 000 och de infekterade trädens antal 2 000. En förnyad räkning år 1961, då detta skrives, skulle på grund av fortsatt ökning ha gett avsevärt högre värden. Tyngdpunkten i utbredningen ligger vid Tidö och omkringliggande öar, 10–15 km SSV om Västerås (fig. 2). Vid en jämförelse med mistelförekomster i andra svenska landskap står det klart, att Västmanland är det mest mistelrika både med avseende på antalet individer, antalet nedsmittade träd och antalet lokaler. Uppland, som förut alltid betraktats som Sveriges mistellandskap par preference, ligger i själva verket långt efter. En del rätt betydande mistelförekomster finns också på de mitt emot Västmanland i Södermanland liggande områdena vid Mälarens sydsida, särskilt på Ekholmen och på Sundbyholmsön. Om man därtill lägger, att ett stycke längre åt väster, något

avskilt från det övriga mistelområdet, vid Mälarens västligaste vik Galten i Kungs-Barkarö och Kung Karls (Kungsör) socknar finns ganska avsevärda förekomster, kan man bestämt påstå, att misteln vid Mälaren har sin huvudsakliga utbredning på öar och stränder vid sjöns mellersta och västra delar. Den stundom synliga uppgiften, att misteln i Mellansverige förekommer på »öar i östra Mälaren», bör sålunda korrigeras, liksom Tubeufs av Gunnar Andersson inhämtade lokaluppgift »östra Mälartrakten» och av Henrik Hesselman meddelade »Mälaröar». Också Sjörs (1956) anger på ett ställe endast »öar i Mälaren». Att uppge endast »öar» ger ingen fullständig bild av förhållandena, ty inte mindre än 665 träd med över 4 000 mistlar redovisas i mitt undersökningsområde från kringliggande fastland. Här har en verklig förändring skett under de hundra åren sedan de gamla lokalflororna skrevs. Då tycks fastlandslokalerna nämligen ha varit få. En karta i Erik Almquists (1929) »Upplands vegetation och flora» illustrerar väl både mistelfattigdomen österut och den tidigare fåtaligheten av fastlandslokaler i Västmanland.

Hur illa underrättad man tidigare varit i fråga om mistelns utbredning, visade Sten Selander i »Natur i Uppland» (1948), när han antog, att parasiten var utrotad på de flesta av sina äldre lokaler i Mälarområdet och att den i Västmanland fanns tämligen rikligt endast på ett enda ställe, nämligen Björnön. Detta är en svartmålning, som beträffande dessa trakter helt saknar täckning. Mer än 20 socknar i Västmanland och längs motliggande stränder på Södermanlandssidan hyser mistel. Kungsörsmistlarna liksom en del mindre betydande förekomster öster- och norrut har inte fått rum på den här publicerade kartan. Samtliga mina anteckningar om mistlarnas förekomster i Västmanland och på andra svenska mistellokaler omkring år 1952 redovisas i sammandrag i kap. 29, s. 518.

3. Världens nordligaste mistelförekomst.

Nordamerika saknar släktet *Viscum*, och i Asien når detta som nordligast i Japan knappast 45° nordlig bredd. Av Europas nordligare länder saknar Irland och Finland misteln, medan denna i Storbritannien och Ryssland sträcker sig upp till ungefär 55:e breddgraden. I Norge går växten längre åt norr: den nordligaste lokalen finns nu vid Filtvet på 59° 33′ nordlig bredd (Danielsen 1957). Men Sverige slår detta rekord med en hårsmån. Dess nordli-

gaste lokal med fortplantningsdugligt bestånd finns i Västerås vid 59° 38′. Nordligare stänkförekomster i anslutning till Mälarutbredningen finns vid Kolmsta i Björksta, Västmanlands län, i en rönn vid 59° 39′ och vid Sävsta i Husby-Sjutolft nära Litslena, Uppsala län, i en apel vid 59° 40′. Misteln växer i Sverige rikligast häruppe vid sin nordgräns. Detta märkliga förhållande saknar ej motsvarighet hos andra organismer. Jag inskränker mig till att nämna slånbusken (*Prunus spinosa*) och en del värmeälskande insekter med isolerad förekomst i dessa trakter (Palm 1958). Orsaken måste för samtliga arter främst vara det gynnsamma lokala klimatet, och för mistelns vidkommande också en koncentrerad tillgång till lind, den av denna parasit i vårt land mest hemsökta värdväxten och här kanske rentav en nödvändig förutsättning för dess fortsatta förekomst.

4. Misteln och klimatet.

Fynd av makrofossil och pollen visar, att misteln under värmetiden haft en mera vidsträckt utbredning än nu i Norden (se fig. 3 efter Hultén 1950). Den har bl.a. anträffats i Värmland (Suneson & Sandegren 1948) och i det norska Sörlandet kring Kristiansand och Mandal samt på Jæren och vid Mjösa (Hafsten 1957). Att misteln inte längre finns kvar i dessa perifera trakter, beror på att klimatet där inte längre lämpar sig för denna växt. Från de ovannämnda norska lokalerna försvann den redan i början av subatlantisk tid, samtidigt med den då inträffade klimatförsämringen. Misteln är direkt avhängig av tillgången på lämpliga lövträd, framför allt lind, och i och med att dominansen av lövträd upphörde i Sydsverige, blev också mistelns möjligheter där i hög grad beskurna. Iversen (1944), som diskuterat mistelns nuvarande utbredning och klimatiska krav, har med ledning av dess nuvarande europeiska utbredning konstruerat en temperaturgränskurva, enligt vilken växten med nuvarande temperaturförhållanden inte borde ha hemortsrätt i största delen av Syd- och Mellansverige. De på ovannämnda karta angivna lokalerna för mistel i Sydsverige gynnas oftast av relativt milt klimat och av kalkrik mark. Men någon större konsekvens i utbredningen är svår att finna. Den bär snarast prägeln av att utgöra de sista, ofta tillfälligt kvarblivna resterna av en förr mera sammanhängande utbredning.

Av Hulténs karta framgår, att misteln under de senaste seklerna försvunnit från en del sydsvenska landskap, nämligen Skåne, Ble-

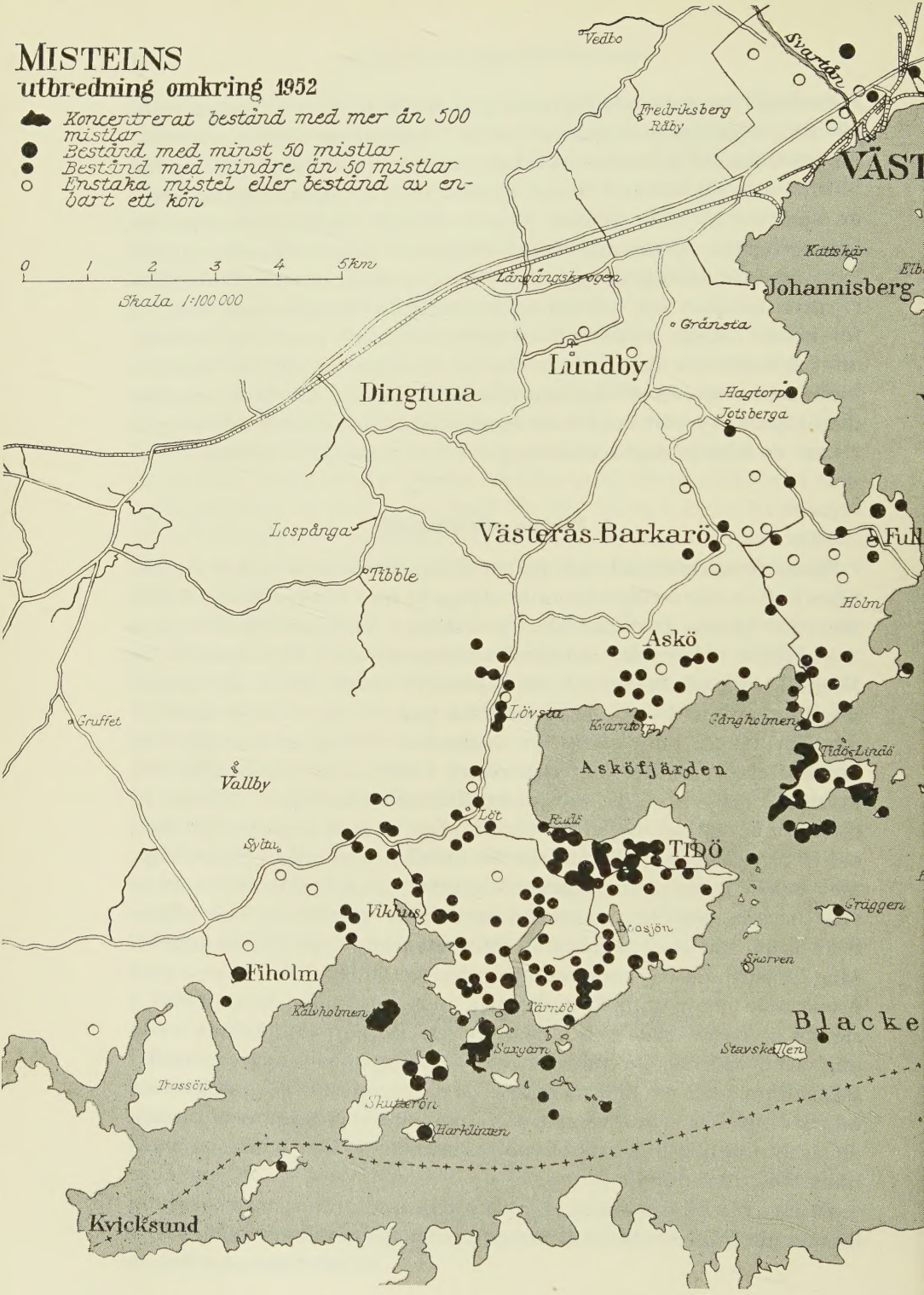
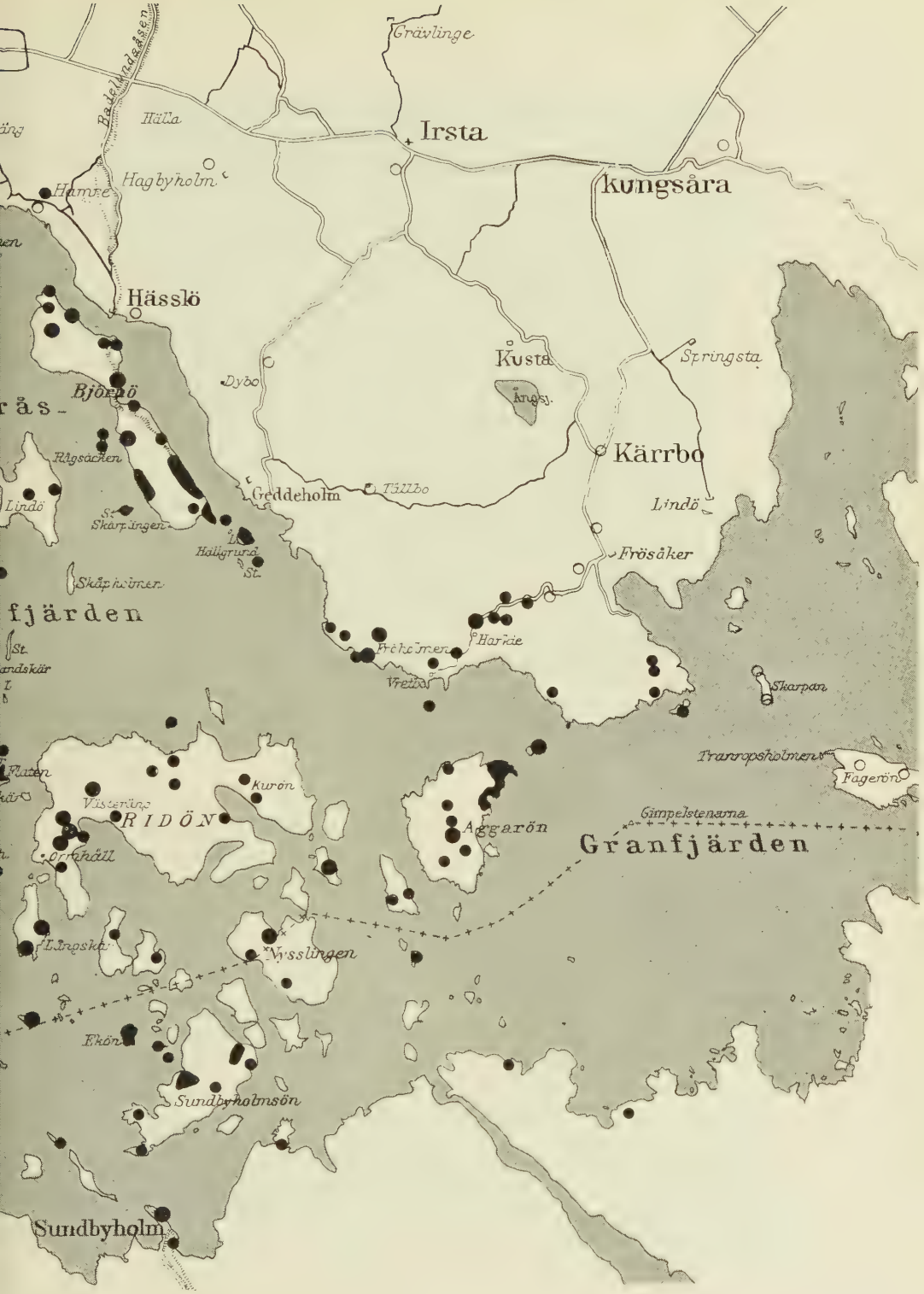


Fig. 2. Karta över mist



ing i Västeråstrakten.

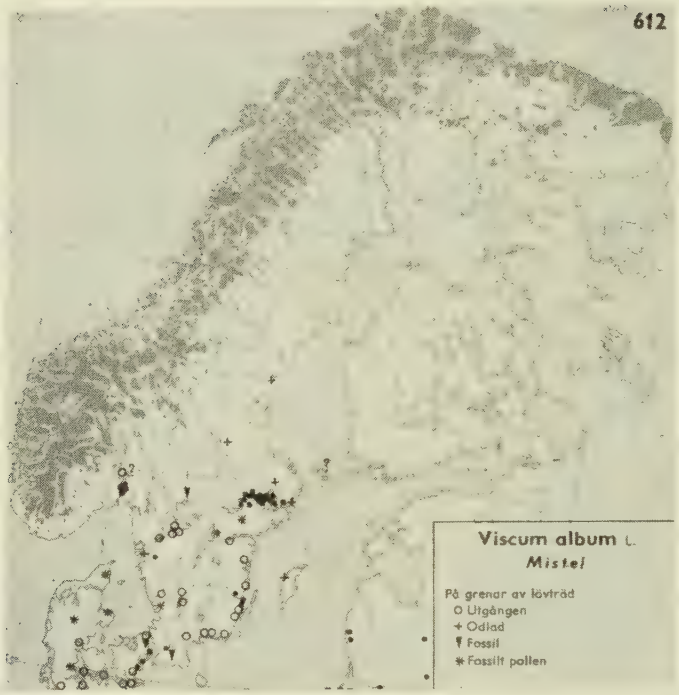


Fig. 3. Mistelns utbredning i Norden. Efter HULTÉN 1950. Sedan kartans tillkomst har pollenfynd publicerats i Danmark (ANDERSEN 1954, JØRGENSEN 1954, MIKKELSEN 1949, 1954) och Norge (HAFSTEN 1956) samt fynd av recent mistel i S:t Anna, Östergötland (WAHLIN 1951).

kinge, Halland och Västergötland[1] samt från flertalet lokaler i Småland[2] och Östergötland.[3] En orsak härtill kan ha varit, att bestånden försvagats av det hårda klimatet under 1700-talet och förra delen av 1800-talet. Man bör emellertid också räkna med andra orsaker och främst den, att de rester av ädel lövskog, som ännu på 1700-talet fanns kvar, sedan till största delen fått vika för åker och barrskog. Vissa av de gamla florornas mistelförekomster kan ha varit av mera efemärt slag, exempelvis en enstaka mistel eller ett enkönat bestånd och i så fall fortplantningsodugliga. Detta gäller f. ö. flera av de ännu levande bestånden. Slutligen kan botanister och andra insamlare säkerligen inte undkomma någon del av ansvaret för utarmningen.

[1] Den på kartan markerade förekomsten vid Öjared, NNO om Göteborg, är nu också borta, likaledes en odlad förekomst vid Slävik nära Alingsås (GÖSTA STRÖM).

[2] Vid Stridsholm (= Emmekalv), Emsfors, fann folkskollärare P. ERIKSSON 1921 mistel i lindar. De dog ut 1942 (DOMEIJ 1948).

[3] En gammal lokal vid S:t Anna blev känd genom WAHLIN först 1951.

Som vild finns nu misteln i Sverige — bortsett från nedan omnämnda storförekomster — sannolikt endast på följande ställen: 1. Björnö, Åby socken norr om Kalmar, en jättelik hanmistel i en gammal lind (H. Bruun i brev 1961). 2. Horsö, Kläckeberga socken mellan Åby och Kalmar, en stor mistel i gammal lind (Wiger 1945), 1961 endast 3 små adventivskott (Stig Ekström). 3. Ekön i Misterhults skärgård, en mil norr om Oskarshamn, 30–40 adventivskott från en eller flera mistlar i gammal lind. Ingen fruktsättning på åtminstone 40 år (Wiger 1945). 4. En ö i S:t Anna skärgård, Östergötland, fem mistlar i fem lindar på ett par olika lokaler, endast ett eller två exemplar ordentligt utbildade (Wahlin 1951).

Sett mot bakgrunden av denna negativa utveckling är det märkligt att i nutiden finna två svenska mistelförekomster, som visar stor vitalitet och livlig expansion, nämligen bestånden vid Berga säteri i Småland och vid Mälaren. Varför just den sistnämnda trakten, belägen alldeles vid växtens absoluta nordgräns, har kommit att få Sveriges största och mest livsdugliga mistelförekomst, kan synas egendomligt men beror givetvis på att den här gynnats av olika omständigheter.

De favörer, som Mälarområdets mistlar åtnjuter, är dels en rik tillgång till lämpliga värdträd och dels ganska gynnsamma termiska förhållanden. Kring mellersta och västra Mälaren sträcker sig landets utan jämförelse största område med en medeltemperatur för juli på mer än 17°. I Västerås var denna siffra 1901–1930 17,1° och 1931–1960 17,9°. I denna trakt åtnjuter f. ö. genomsnittligen minst 15 dagar maximitemperaturer över 25° (Atlas över Sverige, 1953). Då dessutom maj-, juni-, och augustitemperaturerna överträffar de flesta andra områdens i landet, kan man sammanfattningsvis påstå, att trakten har en relativt varm sommar. Det är anmärkningsvärt, att områdena omkring östra Mälaren, där misteln växer mera sparsamt, inte har fullt så hög julimedeltemperatur. Denna trakt missgynnas f. ö. också av mera blåsiga vintrar. I fråga om vintertemperaturen är Västerås med ett januarimedeltal av −3,9° (1931–1960) inte särskilt gynnat. Det torde emellertid främst vara den relativt höga sommartemperaturen, som i förening med en tillräckligt lång vegetationsperiod gör det möjligt för misteln att leva så långt norrut, vilket Iversen (l. c.) också har framhållit. Ett annat drag hos detta klimat är den ovanligt låga humiditeten under vegetationsperioden, som i Atlas över Sverige motiverar beteckningen »subarid klimattyp». Denna utmärker f. ö. alla nyssnämnda mistellokaler utom Berga.

Sedan gammalt har man velat betrakta misteln som en värmetidsrelikt. Mera exakt uttryckt bör den betecknas som en vandringsrelikt, vars utbredning förskjutits i samband med landhöjningen. Mistelpollen från Övre Mogetorpsmossen, 5 mil söder om den nuvarande Mälarutbredningen, och härrörande från den atlantiska perioden (Florin 1957), vittnar om rika mistelförekomster i äldre tid, till vilka de nuvarande kan tänkas utgöra direkt succession. Just för närvarande företer denna relikt den intressanta bilden av en relikt stadd i livlig expansion. Ifrågavarande fenomen blir mindre överraskande, om man tänker på, att denna population inte är en spillra av en art i utdöende utan en genom klimatförsämring avsnörd del av en stor utbredning.

Som redan omnämnts, finner man ungefär i samma område vid västra Mälaren, där misteln uppträder, i gamla lövträd och inte minst lindar ganska många lövskogsinsekter, som är värmeälskande (Palm 1958). Om de verkligen är relikter från värmetiden, förutsätter detta en kontinuitet av den ädla lövskogen, som ökar sannolikheten för att misteln också är en värmetidsrelikt. För att både mistlarna och dessa intressanta insekter skall kunna fortleva, är därför här ett sådant naturskydd nödvändigt, som tillåter ädla lövträd av olika åldrar att leva sida vid sida och inte enbart gynnar de allra äldsta träden.

Jämför man mistelns klimatiska situation här uppe vid nordgränsen med andra växters i samma belägenhet, får man inte förbise, att den har att vidkännas två allvarliga handikap: den är vintergrön och den har i egenskap av trädparasit endast föga skydd av det annars så viktiga snötäcket.

Under den tid, då jag haft tillfälle att iakttaga Mälarområdets mistlar, har inga sådana störningar observerats, som tyder på övermäktigt hård press från den omgivande miljön. Det bör dock redan här påpekas, att växtligheten, och speciellt den köldömma, f.n. drar fördel av en nu rådande gynnsam klimatfluktuation.

Mistelblommorna har sålunda väl uthärdat vårfrosterna. År 1960 förmåddes de av solvärmen att slå ut redan i början av april. Då de sedan utsattes för nattfrost, som åtminstone en natt gick ned till $-8°$, kunde ingen påtaglig skada iakttagas på vare sig de synliga blomdelarna eller pollenet. Man kan jämföra med boken (Lindquist 1931), vilket trädslag anses ha vuxit vilt vid Mälaren ännu under medeltiden och fortfarande har förmågan av viss självföryngring där. Bokens honblommor dödas av temperaturer mellan

Tabell I. Åldersfördelningen år 1949 på 384 mistlar i Mälarområdet.

Antal leder	21	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
Ålder i år	22	21	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
»Födelseår»	1927	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
Antal mistlar	2	1	1	2	1	—	3	10	22	16	16	58	37	49	49	26	28	29	17	8	7	2

$-1{,}4°$ och $-3°$, och hanblommorna skall ha ett känsligt stadium strax före blomningen, då en temperatur av $-1°$ kan vara ödesdiger.

Fruktsättningen har varje år varit god, vilket visar, att blomning och pollinering förlöpt tillfredsställande (s. 514).

Den årliga förnyelsen genom frön och adventivskott har under en här redovisad period varit ganska regelbunden. Siffrorna ovan erhölls genom att jag år 1949 bedömde åldern på 384 mistlar genom att räkna grenarnas ledantal (tabell I). Underrepresentationen av de äldsta åldersgrupperna beror på normal dödlig avgång samt kanske dessutom på viss extra dödlighet under köldvintrarna 1940–42. Underrepresentationen av de yngsta årsklasserna beror på svårigheten att upptäcka dessa små plantor uppe i trädkronorna. Iakttagelser åren 1950–60 har givit en något mindre gynnsam föreställning om reproduktionens regelbundenhet. Vissa år har det varit gott om småplantor, under andra har dessa sett ut att vara tunnsådda. Jag har också märkt, att individrika småplantsgenerationer vid ett par tillfällen efter något år blivit kraftigt decimerade. Troligtvis är mistelns ungdomsstadier de av klimatet mest beroende åldersklasserna.

De nyss omtalade köldvintrarna 1940–1942, tre år i följd och var och en med lång varaktighet och låga extremtemperaturer, gav mistlarna en prövning, som de väl bestod (s. 442). Ett mindre antal dog, möjligen av köldtorka, men flertalet »nedfrusna» ersattes av adventivskott (s. 494). Man får vid åsynen av ett mistelbestånd, som genomlidit en svår köldvinter, lätt en överdriven föreställning om köldskadornas omfattning. Det är endast sällan, som dess intramatrikala delar dödas av kyla, och förmågan att bilda adventivskott från dessa är just den egenskap hos misteln, som gör det möjligt för den att uthärda klimatets stränghet i Ultima Thule. Två extremt torra somrar med katastrof för jordbruk och skogsplanteringar, åren 1955 och 1959, torde bland mistlarna ha vållat färre men mera varaktiga skador, eftersom de döda mistlarna inte ersattes av adventivskott i samma utsträckning som efter köldskadorna.

Att misteln i Mälaområdet hade förmågan att uthärda de svåra

köldvintrarna, bör man inte förvåna sig över. Det är tack vare denna förmåga, som den har levat kvar här utanför sitt egentliga utbredningsområde i tusentals år. Att misteln denna gång uthärdade påfrestningen så utomordentligt väl, trots att denna utgjordes av den kallaste serien köldvintrar sedan 1780-talet, tänker jag mig delvis bero på de senaste decenniernas allmänna klimatförbättring, som fört den fysiologiskt sett ett bra stycke innanför klimatgränsen. Den har därigenom fått större vitalitet och bl. a. större kapacitet att bilda adventivskott och diasporer, som kan kompensera olika klimatskador. Att mistlarna på Berga i Småland, som också befunnit sig i intensiv expansion, tog relativt större skada av fimbulvintrarna, kan tänkas bero på ärftliga olikheter (se nästa kap.).

Jämförelser med köldvintrar i andra trakter vid andra tillfällen ställer sig vanskliga, eftersom förutsättningarna och köldvintrarnas förlopp i detalj är okända. Walter (1929) har emellertid undersökt effekten på vintergröna växter av en ett par månader lång köldperiod. Det var i övre Rhendalen år 1929, då den kallaste uppmätta temperaturen utgjorde −21°. I förhållande till de ovannämnda nordiska köldvintrarna var detta en relativt enkel påfrestning. Walter fann, att misteln stod sig förhållandevis bra, mycket bättre än *Ilex* och *Hedera*, som ju har en mera atlantisk utbredning, men givetvis sämre än de inhemska barrträden. Inga större skador observerades, men en del grenar vissnade och stöttes bort frampå våren. »Detta är typiska torkskador.» Under köldperioden fick mistelns cellsaft ett mycket högt osmotiskt tryck, en gång i februari 72 atm., utan att växten tog skada.

5. Finns det olika klimatraser av mistel i Sverige?

Orsaken till att förf. kom att intressera sig för misteln var, som redan nämnts, närmast ett meddelande från Småland, som förkunnade, att mistlarna i den stora mistelförekomsten vid Berga säteri i Högsby nära nog förintats under de svåra köldvintrarna 1939–1940, 1940–1941 och 1941-1942. »Växten synes ha drabbats av ej mindre än en katastrof», skriver Johan Wiger (1943). »Tre så kalla vintrar å rad tycks ha varit för mycket även för en så gammal svensk växt som misteln. Redan andra vintern tog [den] en hel del skada av kylan, så att svagare exemplar och särskilt de ympade [!] dogo ut. Kom så tredje fimbulvintern och härjade fruktansvärt i mistelbeståndet, så att enligt hr J:s [godsägare Gustaf Jeansson] uppgift det

numera ej ens skulle finnas fullt ett tiotal ex. kvar, som uthärdat köldperioden.» Dessförinnan skulle det, förutom »ympade» mistlar på 33 träd, ha funnits ett par tusen mistlar på åtminstone 132 träd eller buskar.

Jag beslöt undersöka, om det gått lika illa för mistlarna kring min hemort vid Mälaren, och påbörjade för den skull den mistelinventering, som här tidigare har redogjorts för. Det visade sig snart, att skadorna inte på långa vägar varit så svåra som i Småland, även om de första rapporterna därifrån befunnits vara alltför alarmerande (Wiger 1945). Det dröjde ett par år efter köldvintrarna, innan jag på allvar satte i gång med denna undersökning. Men redan förvåren 1942, medan den sista och kanske svåraste av dessa vintrar höll på att förklinga, gjorde nuv. docenten Olov Hedberg en del anteckningar om mistel på Björnön vid Västerås, som han haft vänligheten att låta mig ta del av. I dessa anteckningar förekommer inte den minsta antydan om iakttagelser av döda mistlar, ett faktum, som står i drastisk kontrast till Wigers upprördhet över misteldöden på Berga! Det föreföll egendomligt och överraskande, att mistlarna nere i Sydsverige hade tagit större skada än de, som växte i det betydligt nordligare Västmanland. Fanns det kanske olika klimatraser av mistel i de olika landsändarna? Det vore inte alldeles osannolikt att det i Sydsverige utbildats en något mindre härdig ras än i Mellansverige. För att få svar på denna fråga gällde det dels att försöka få ett objektivt mått på köldskadorna i respektive områden och dels en acceptabel jämförelse mellan väderleksförhållandena under de berörda åren.

Mitt intresse för dessa frågor väcktes som nämnts flera år efter fimbulvintrarna, vilket försvårade bedömningen av köldskadornas omfattning. Många av de nedfrusna mistlarna producerade nämligen snart från sina i värdväxtens ved dolda delar adventivskott, som kom att överskyla köldskadorna. Så sent som 1949, 10 år efter första köldvintern, tog jag emellertid fram ett material, som ursprungligen avsetts för ett helt annat ändamål (tabell I) och därför inte var belastat med risken för subjektiva felbedömningar. Detta material gav svaret. Jag hade i Mälarområdet på ett mycket stort antal mistlar och på den småländska lokalen på ett mindre men likväl tillräckligt stort antal räknat lederna hos den mest mångledade grenen av varje individ. Antalet leder anger grenens ålder. En del mistelskott visade sig vara så gamla, att de varit med före fimbulvintrarnas tid och alltså måste ha överlevat dessa och dessutom levat ytterligare 7 år

efter dessa. Av det västmanländska materialet, 384 räknade individ, hade inte mindre än 44% sitt ursprung i tiden före köldvintrarna. Av de i Småland räknade 86 individen hade däremot endast 9,3 % varit med före denna köldperiod. Ingen tvekan råder alltså om att Smålandsmistlarna tagit större skada av kölden än de västmanländska.

Inte lika invändningsfri blir jämförelsen mellan temperaturförhållandena under fimbulvintrarna inom de båda områdena. Att få absolut rättvisande jämförelsetal blir här ogörligt. Den meteorologiska station, som ligger närmast mistlarnas Berga, är Blankaström, en ort, som liksom Berga är belägen vid Emån, men c:a 1 mil längre in i landet. Blankaström hade under dessa de småländska mistlarnas dödsvintrar så gott som genomgående högre månadsmedeltemperaturer än Västerås, där mistlarna dock klarade sig relativt oskadda! Den genomsnittliga temperaturen under ifrågavarande vintermånader var i Blankaström 1° lägre än i Västerås (tabell II). Vad minimitemperaturer beträffar, finns det inga sådana uppgivna från mera närbelägna meteorologiska stationer än Växjö och Kalmar, båda i helt annan klimatisk situation än Berga. Jämförande studier av minimitemperaturer på dessa orter och dem som uppmätts i Västerås pekar snarast på att Västerås och Berga säteri i detta avseende varit ungefär lika hårt drabbade. Den lägsta minimitemperatur, som dessa år redovisats från Västerås, −28°, torde dock vid enstaka tillfällen ha underskridits vid Berga. Stark blåst kan förstärka inverkan av stark kyla. I Växjö uppmättes under de mest markerade köldminima inte större vindstyrka än 5 Beaufort, vilket skedde den 25 jan. 1942, då temperaturen gick ned till −27,6°. Om man tillägger, att Berga ligger i ett av skog skyddat läge, medan de mistelbärande Mälaröarna kan bli ganska hårt utsatta för vinden från de öppna fjärdarna, göres därmed troligt, att hårda vindar i förening med stark kyla inte drabbat Berga mera än Mälaröarna. Ytterligare jämförelsemöjligheter kan man finna i Sylvéns (1945) anteckningar om hur en del ömtåliga träd och buskar av utländsk extraktion klarade de svåra vintrarna. De ger ej skäl till tron, att östra Smålands växtlighet i allmänhet lidit mer av kylan än Mälarområdets.

Om man utgår från det sannolika antagandet, att de klimatiska påfrestningarna på Berga säteri i Småland och kring Västerås i Västmanland varit av samma storleksordning, förefaller det troligt, att mistlarna inom de båda områdena skiljer sig från

Tabell II. Månadsmedeltemperaturer under köldvintrarna i Västerås och Blankaström (10 km NV om Berga gård).

	Västerås °C	Blankaström °C	Västerås lägre (−) el. högre (+) temp. än Blankaström °C
1940			
januari	− 8,0	− 7,5	−0,5
februari	−10,4	− 9,9	−0,5
mars	− 5,2	− 4,6	−0,6
november	− 2,1	− 3,4	−1,3
december	− 3,5	− 2,4	−1,1
1941			
januari	−12,2	−12,2	±0,0
februari	− 7,0	− 5,1	−1,9
mars	− 2,6	− 1,3	−1,3
november	+ 0,1	+ 0,3	−0,2
december	− 3,8	− 0,9	−2,9
1942			
januari	−12,0	−11,6	−0,4
februari	−11,6	− 9,6	−2,0
mars	− 6,8	+ 7,0	+0,2

varandra i fråga om ärftligt betingad köldhärdighet. Denna skillnad kan ha uppkommit antingen genom selektion i ett från arvssynpunkt heterogent material eller genom olika invandringar.

En extra spets får detta resonemang genom det intressanta meddelandet från Berga (Wiger 1943), att de »inympade» mistlarna hade farit särskilt illa av de kalla vintrarna. Ympningen, som i detta fall betyder detsamma som sådd, hade utförts med tyskt mistelfrö. Det finns emellertid ingen som helst anledning att tro, att mistlar, bara för att de är sådda av människohand, skulle bli mindre motståndskraftiga mot kyla än om de såtts av fåglar. Troligt är däremot, att mistlar, som härstammar från tyskt frö, i köldhärdighetshänseende kan vara ärftligt skilda från svenska. Sådana differenser finner man ju vara normala hos våra vanliga barrträd (Langlet 1935) och många andra växter. Turesson (1932) framhåller också, att flertalet av honom biotypiskt analyserade arter på ståndorter i periferin av sitt skandinaviska utbredningsområde representerades

av andra, ekologiskt signifikativa ekotyper än de, som förekommer i det centrala utbredningsområdet. På s. 456 utvecklas, att misteln bör ha goda förutsättningar för en eventuell rasbildning, och detta särskilt i sitt perifera utbredningsområde.

I sitt diagram över mistelns nuvarande temperaturkrav visade Iversen (1944), alldeles som Samuelsson (1915) beträffande hasseln, att i ett klimat med relativt låg sommartemperatur en relativt mild vinter kan kompensera denna, och att likaså ett klimat med relativt kall vinter till vissa gränser kan uthärdas, om sommaren blir relativt varmare. I Shrewsbury klarar sig misteln sålunda med en julimedeltemperatur på +15,9°, därför att januarimedeltemperaturen är så hög som +3,9°, och i Charkov uthärdar den −7,7° under kallaste månaden, eftersom den varmaste månadens medeltemperatur är +20,6°. Denna anpassningsförmåga hos arten *Viscum album* bör emellertid, i konsekvens med det här förda resonemanget, åtminstone till en del kunna bero på att denna i sig innesluter olika klimatraser. En sådan är redan erkänd, nämligen mistelns tallras, som förutom genom sitt speciella värdval också skiljer sig från den mellaneuropeiska lövskogsmisteln genom större värmekrav (Wangerin 1937 s. 1035).

I detta kapitel har det framförts en del argument för att mistlarna vid Berga skulle tillhöra en mindre köldhärdig ras än de vid Mälaren. Något experiment tillräckligt verklighetstroget för att verifiera detta antagande torde knappast kunna utföras. Men samtidiga företeelser i fruktodlingar, där hundratals äppelträd av en sort stod intakta intill lika många av en annan sort, där alla var döda, erbjuder paralleller till mistelpopulationernas olika reaktioner, till köldens skoningslösa framfart i Berga-skogen och dess hänsynsfulla behandling av Mälarmistlarna.

Likväl kan man inte alldeles utesluta, att orsaken till Bergamistlarnas avvikande reaktionssätt helt enkelt var lägre extremtemperaturer. Det är känt, att vissa orter i östra Småland under köldvintrarna haft mycket låga temperaturer, det sägs ända ned mot −40°. Vid Berga säteri, som ligger i Emådalen, kan kall inversionsluft ha runnit ned i dalen från ovanför liggande högland. Mistellokalerna ligger emellertid på terrasser ett stycke ovanför dalbottnen, varför de nog i allmänhet undsluppit sådan extremt kall luft.

En invändningsfri slutsats kan man i alla händelser dra av naturens stora köldhärdighetsexperiment vid Berga: när temperaturen tangerar eller understiger −30°, är mistlar av Bergagenotyp i faro-

zonen, också om de som denna gång härdats av föregående kyla. Att enstaka mistlar skadats eller dödats av köld har ofta konstaterats. Här gavs emellertid ett tillfälle att iaktta reaktionen hos stora populationer.

En intressant jämförelse med det livskraftiga mistelbeståndet vid Mälaren ger också det på nästan samma breddgrad växande norska beståndet vid Oslofjordens mellersta del. Detta uppgives nämligen av HAFSTEN (1957) befinna sig i en svag kondition och med nuvarande klimatförhållanden vara dömt att gå under, något som förefaller egendomligt, eftersom de norska mistlarna ser ut att ha väl så lämpliga lokaler som de svenska. Enligt IVERSENS (l. c.) till närbelägna meteorologiska stationer knutna temperaturuppgifter åtnjuter de norska mistlarna något bättre »mistelklimat» än de svenska vid Mälaren, och liksom dessa har de, om än i mindre grad, kunnat dra fördel av den alltjämt pågående klimatförbättringen. Dessutom växer de enligt HANSSEN (1933) i varma lägen, gärna i branter med nedrasat material av kambrosiluriska bergarter. Dessa ställen utgör i själva verket Norges förnämsta lokaler för värmeälskande växter. En mera sannolik förklaring till mistelns påfallande tillbakagång i Norge än klimatförhållandena är den skövling av mistel och avverkning av dess värdträd, som ända fram till växtens fridlysning 1956 förstört många bestånd. Men det är alltså e f t e r det att hotet om mistelns utrotning lyckligen avvärjts, som HAFSTEN år 1957 framträder med det alarmerande påståendet, att växten med nuvarande klimatförhållanden sakta och säkert håller på att i Norge gå sin undergång till mötes. Skulle HAFSTEN ha bedömt saken rätt, vore det sannerligen en märklig företeelse, som knappast kunde förklaras med att det i Norge skulle finnas en mindre köldhärdig mistelras än den svenska. De norska mistlarna måste nämligen i äldre tider ha upplevat hårdare villkor än just nu, då en sekulär värmeperiod råder.

Att HAFSTEN med största sannolikhet tagit miste genom att låta sig förvillas av skövlingens verkningar, framgår av en uppgift i årsboken Naturvern i Norge (1959). Däri läser man nämligen, att militärmyndigheterna på Carl-Johans Vær vid Horten klagat över att misteln där i en del lindar höll på att ta livet av värdträden. Därför hade man begärt och fått tillstånd att gallra bland mistlarna. Dessa hade varit fredade långt före den generella fridlysningen och var f. ö. redan 1933 stadda i ökning (HANSSEN 1933). Det är troligt, att Hortensbeståndets nutida utvecklingstyp skulle återfunnits hos

alla livsdugliga bestånd i Norge, om de undsluppit den förödande skövling, som de haft att uthärda. Som i följande kapitel skall utvecklas, tycks stark expansion f. n. vara en generell företeelse hos alla livsdugliga mistelförekomster i Norden.

Mistlarnas olikartade beteenden i artens tre olika nordiska huvudförekomster kan motivera en viss försiktighet vid värdesättandet av enskildheterna i Iversens temperaturgränskurva för denna växt, något som han också genom olika reservationer har anbefallt. Det kan vidare framhållas, att denna kurva i huvudsak grundar sig på meteorologisk statistik från 1800-talet och endast i enstaka fall går så långt fram som till 1925, vilket givetvis inte är något fel. Men om den i stället konstruerats på grundval av enbart 1900-talets eller 1931–1960 års förhållanden, hade den med mistelns nordgräns kvar i oförändrat läge fått ett annat utseende. Detta framgår av temperaturuppgifterna på s. 454. Iversens kurva bör inte tas för mer än den utges vara, ett försök att bestämma mistelns värmekrav. Se också Fægri (1944)!

6. Ökad utbredning under sista seklet.

Misteln har under senaste seklet fått ökad utbredning i Västmanland. Linné (1745) uppgav på sin tid växtens frekvens i Västeråstrakten som »passim», spridd. Han kände till förekomsterna vid Fullerö och Kungsör. Misteln finns fortfarande kvar på samtliga de lokaler från 1800-talet, som är kända från dåtida floror och herbarieexemplar. Enda undantagen är Stäudd i Munktorp, där det mistelbärande trädet fällts, och öarna Tallskär och Hallingön, som båda torde ha haft ströförekomster. Sina gamla positioner har misteln sålunda väl bevarat. Högst anmärkningsvärt är, att dessa av gammalt kända lokaler nästan alla legat på öar, medan det för botanister betydligt mera lättillgängliga fastlandet endast representerats av Västerås (1879 C. H. Johansson), Fullerö och Gångholmen (provinsflororna), Tidö (1885, 1886 J. B. Lundberg), Kungsör (provinsflororna) samt »Barkarö» (1852 Törnquist). Vissa av dessa relativt sett ganska fåtaliga lokaluppgifter kan mycket väl gälla öar. På Fullerö ansågs misteln f. ö. vara utrotad i början av detta århundrade (Lyttkens 1916). Nu är den tillbaka där på åtskilliga ställen. Rent allmänt är det helt olika nu, ty mistelbärande träd finns i våra dagar spridda på fastlandssidan från Fiholm i väster till Frösåker i öster med delvis kraftiga anhopningar såsom vid Tidö,

Barkarö, Västerås och Harkie. De borde, om de haft någon motsvarighet på 1800-talet, ha lämnat flera spår efter sig i herbarier och anteckningar. Märkvärdigt skulle det t. ex. vara, om mistlar under förra århundradet funnits men blivit förbisedda i Lövsta by i Dingtuna, där man nu på båda sidor om den $^1/_4$ mil långa vägen genom byn finner dem utströdda i sälgar, rönnar, aspar och häggar, visserligen inte i stort antal men ganska påfallande. Egendomligt skulle det sannerligen också vara, om de många mistelförekomsterna på Kärrbohalvön existerat redan på 1800-talet utan att lämna spår efter sig i offentliga herbarier. Då var nämligen den där på Springsta bosatte patron A. E. Luhr verksam som traktens ivrige botaniske utforskare och storsamlare. Enda rimliga förklaringen är, att misteln sedan dess vidgat sitt utbredningsområde. Vid min inventering antecknades på fastlandslokaler 4000 mistlar i 665 träd. Se kartan fig. 2! På denna finner man emellertid också, att expansionen haft en blygsam geografisk omfattning, vilket delvis kan förklaras med att det värmegynnade Mälarområdet omgives av ganska svårforcerade temperaturbarriärer.

En eventuell parallell till framflyttningen av mistelns positioner kring Mälaren visar enligt Fröman (1932) murgrönan i Södermanland, liksom misteln en växt vid sin nordgräns. Murgrönan skall under de sista seklerna ha utvidgat sitt område, enligt Fröman på grund av klimatförbättringen.

7. Snabb ökning av individantalet under de senaste decennierna.

Jämsides med att misteln ökat sin utbredning har dess individantal tilltagit på olika lokaler.

Från ön Saxgarn i Ryttern finns den äldsta tillförlitliga traditionen ifråga om denna sak. Då den nuvarande ägaren D. R. Westerbergs fader år 1886 tillträdde denna egendom, fanns på ön endast mycket litet mistel. Nu dignar dess lindar av tusentals mistelbuskar, och på många av träden är topparna döda, en effekt av intensiv skadegörelse av parasiterna och torksomrar i förening (plansch II). Ännu lever Westerbergs moder och kan betyga sanningen av denna framställning.

Den 20 oktober 1923 gjorde professor Rutger Sernander en noggrann inventering av vegetationen på den lilla ön Högholmen väster om Ridö i syfte att förbereda en fridlysning av denna. Dokumentet förvaras i Västmanlands naturvetenskapliga förenings arkiv. Som en särskild märkvärdighet uppgavs där, »att misteln växer i 5

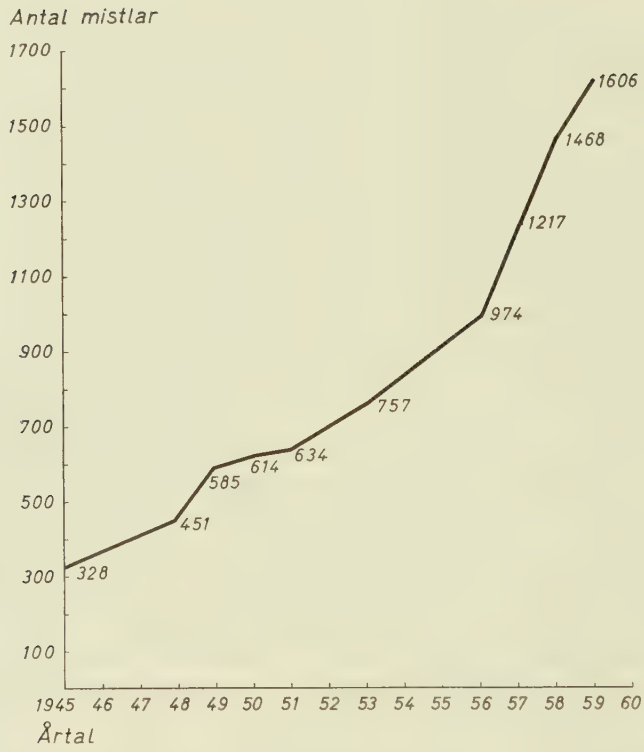


Fig. 4. Förändringen av antalet mistlar på Björnön under en femtonårsperiod.

buskar på en lind samt i 2 på en lönn». Men 1945 fann jag 230 mistlar i 42 träd och 1951 572 st. i 60 träd. Här pågick sålunda en utomordentligt intensiv ökning, som under de sex åren mellan mina båda räkningar höjde individantalet med 150 %.

På Björnöns sydudde, Irsta socken, räknades under den vinter, som började kalenderåret 1944, 328 mistlar, 1948 451 st., 1949 585 st., 1950 614 st., 1951 643 st., 1953 757 st., 1955 974 st., 1956 1 217 st., 1957 1 468 st. och 1958 1 606 st. Ökningen uppgick under en femtonårsperiod till nära 400 %. Ännu tydligare åskådliggöres denna utveckling i ett diagram (fig. 4). Ökningen pågår alltjämt. År 1960 räknades sålunda 1 690 mistlar.

I Västerås inre stadsområde har jag under 1950-talet iakttagit en betydande ökning från 15 träd med 138 mistlar till 26 träd med 290 mistlar.

På ett större material, som undersökts med något mindre noggrannhet, hade under en femårsperiod, som för de flesta lokalerna sträckte

Tabell III. Mistelns ökning under en femårsperiod.

	Period	Ökning		
Högholmen . . .	1945–50 = 5 år	från 42 : 230	med 18 : 312	till 60 : 542
Strömskär . . .	45–50 5	104 : 2 612	−4 : 509	100 : 3 121
Ekholmen etc. . .	45–51 6	111 : 1 350	79 : 1 874	190 : 3 224
Kalvholmen . . .	46–50 4	77 : 1 481	−1 : 407	76 : 1 888
Skutterön . . .	46–51 5	18 : 210	25 : 112	43 : 322
Saxgarns sydudde	46–51 5	12 : 188	0 : 183	12 : 371
Saxgarn, resten .	46–50 4	104 : 2 713	20 : 1 403	124 : 4 116
Rågsäcken	46–51 5	6 : 18	1 : 12	7 : 30
Björnöns sydudde	45–50 5	23 : 328	20 : 257	43 : 585
Björnön i söder exkl. sydudden	45–50 5	56 : 969	20 : 1 231	76 : 2 200
L. Hällegrund . .	46–52 6	7 : 164	23 : 349	30 : 513
Aggarön i NO . .	46–50 4	58 : 784	19 : 173	77 : 957
		618 : 11 047	220 : 6 822	838 : 17 869

Första siffran anger antalet mistelsmittade träd och den andra antalet mistlar. Den genomsnittliga ökningen var i det förra fallet 36 % och i det senare 62 %.

sig mellan åren 1946–51, antalet mistlar ökat med 62 % från 11 047 till 17 869 och antalet mistelbärande träd med 36 % från 618 till 838. Materialet redovisas i tabell III. Det är som synes en mycket stor del av Västmanlands alla mistelbestånd, som på detta sätt blivit räknade åtminstone två gånger, och under den perioden pågick ökning nästan över hela linjen.

Sammanfattningsvis kan sägas, att det stora flertalet mistelbestånd i Västeråstrakten har fått ett ökat individantal. Detsamma gäller enligt mina egna iakttagelser Kungsörsområdet västerut, enligt lektor Helge Bruun Södermanlands större förekomster och enligt jägmästare Stig Lundberg Ådöförekomsten i Uppland. Vid sidan av dessa Mälarpopulationer finns numera i vårt land endast en ytterligare population att räkna med, nämligen på Berga i Småland. Men denna har i gengäld presterat en individökning som i våldsamhet kan jämföras med den på Högholmen. Lägger man därtill, att mistlarna vid Oslofjorden, enligt vad som tidigare sagts, sannolikt också skulle varit stadda i ökning, om de inte råkat bli utsatta för en skövling, som närmat sig utrotning, blir totalintrycket av de nordiska mistelpopulationerna f. n. en generell ökning av individantalet.

8. Samband mellan mistelökning och klimatförbättring?

Vad är orsak till ökningen? Tre förklaringar ligger nära till hands, nämligen för det första mistelns fridlysning, för det andra det sista århundradets förändringar i lanthushållningen, exempelvis i form av övergång till betesfred, och för det tredje klimatförbättringen. En ytterligare tänkbar orsak skulle kunna vara ändringar i de mistelfröspridande respektive mistelfröförstörande fåglarnas frekvens och vanor. Därom vet man emellertid så föga, att varje diskussion är meningslös (se s. 483). Den osäkerhetsfaktor, som fåglarna här utgör, torde vara väl så betydelsefull i sådana historiska sammanhang, där minskning eller tilltagande av misteln tages som indicium på klimat- och kulturändringar. Man kan bara tänka på björktrasten, som här i Sverige spelar stor roll vid spridningen av mistlarnas bär. Denna fågel håller om vintrarna mest till i öppen bygd och borde sålunda också ha kunnat lockas av neolittidens röjningar och uppodlingar.

Fridlysningen, utfärdad enligt § 11 i gamla naturskyddslagen av år 1909, gäller ej gent emot markägarna, som har rätt att skörda sin mistel, utan endast mot allmänheten. Den tycks i stort sett respekteras och spelar huvudsakligen en roll på de mest utsatta fastlandslokalerna. Givetvis har fridlysningen också medverkat till allmän aktsamhet från markägarnas sida. En sådan skövling av mistlarna, som förekommit i Norge, har emellertid aldrig funnits här.

Större betydelse än fridlysningen bör man nog tillskriva den allmänna omdaning av vegetationen, som det sista århundradets agrara revolution medfört, och som lett till drastiska förskjutningar av frekvenser och utbredningar i olika delar av landet (se bl.a. Bengt Pettersson 1958). På Mälarens öar och halvöar har utvecklingen gått i olika riktningar. Vanligast är kanske, om man bortser från uppodling till åker eller granskog, att lövängar och andra relativt trädfattiga områden fått växa igen till mer eller mindre tät lövskog. Mistelns förhållande under dessa omständigheter kan studeras bl.a. på öarna Högholmen och Flaten. Man har kanske ibland överdrivit omfattningen av den relativa trädfattigdomen på Mälaröarna under 1800-talet. Åtminstone beskriver Troilius (1860) dessa öar som om de allmänt pryddes av en lundvegetation lika tät, som nu utmärker de viktigaste mistellokalerna. I många fall har emellertid lövskogen i stället blivit föremål för en stark utglesning, särskilt i samband med sommarstugebebyggelse. Så är det på de nu synnerligen mistelrika öarna Strömskär och Tidö-Lindö. Slutligen finns det

åtminstone ett exempel på att ett område under de sista åttio åren fått behålla ungefär samma skogliga prägel hela tiden, och det är den mistelrika ön Saxgarn. Det skall genast påpekas, att en avsevärd ökning av mistlarnas antal kunnat påvisas vid samtliga alternativ 1) att lövängen vuxit igen till lövskog, 2) att lövskogen utglesats och 3) att lövskogen fått behålla sin tidigare prägel. Detta tyder på att en annan, mera generellt verkande faktor varit den avgörande orsaken till mistelns ökning.

1. Högholmen väster om Ridön beskrevs, som redan omnämnts, 1923 av professor Rutger Sernander. Vegetationen var då enligt denne gles löväng men utgöres nu av tät, delvis ren lindskog. Denna består till stor del av grupper av stammar, som måste ha uppkommit som stubbskott efter en röjning. Denna måste ha inträffat före Sernanders besök. Området torde tidigare ha använts till slåtter eller bete av någon enstaka häst, men efter fridlysningen har betesfred rått och någon avverkning givetvis ej förekommit. Resultat: ökning från 7 mistlar 1923 till 572 1951.

2. Tidö-Lindö och särskilt dess SV-udde Aspholmen har de senaste 15 åren i samband med intensiv sommarstugebebyggelse varit föremål för en mycket hård gallring av lövträdsbestånden. Resultat: under dessa 15 år har antalet smittade träd ökat från 272 till 400 och antalet mistlar från 2950 till 8500. På Aspholmen har mistlarna ökat från 1446 till 2706.

3. Saxgarn har under de senaste 80 åren bebotts av två generationer av samma familj. Under denna tid har livet förflutit ganska lika på denna lilla ö med sitt fiskarboställe, sina två kor och sin enda häst, och inga mera revolutionerande förändringar, beroende på ändrad skötsel, har inträffat i dess skog. Resultat: en mycket stor ökning av mistlarnas antal.

Det skall dock framhållas, att vissa tecken bl. a. på Saxgarn tyder på förändringar i skogen. Några gamla träd har en lågt ansatt förgrening, som visar, att de stått mera fritt än nu. Några äldre lindar har en kandelaberaktig förgrening, som antyder att hamling kan ha förekommit i äldre tid. På de senaste 80 åren har emellertid enligt öns nuvarande ägare D. R. Westerberg och hans gamla mor ingen sådan hantering ägt rum. Upphörandet av en eventuell hamling kan sålunda inte ha varit orsak till den mistelökning, som skett under dynastin Westerbergs tid. I den mån detta slags stympning av trädkronorna kan ha ägt rum i äldre tid, måste givetvis mistlar

också ha följt med. Direkt skörd av mistlar för foderändamål, som skall ha förekommit på olika ställen i Europa långt fram i våra dagar (Tubeuf 1923), är ej känd från Sverige. Jag har om detta frågat många gamla i trakten och därjämte Nordiska museet (A. Eskeröd), Folklivsarkivet i Lund (B. Egardt), Landsmålsarkivet i Lund (St.-B. Vide) samt Landsmåls- och folkminnesarkivet i Uppsala (R. Broberg) men med enbart negativt resultat.

Jag dristar mig att i detta sammanhang en passant göra ett par randanteckningar av kuriosakaraktär angående mistelns användning. En småländsk torpare har för C. S. Lindstam (1931) berättat hur det gick till, att misteln försvann från en »ek» i Dannäs. Jo, förklarade han, »folket i bygden tager den och drager den genom bösspipan för att skottet skall gå rätt». I likhet med så mycket annat som berättats, tycks detta ha varit en vandringssägen, ty redan 1885 hade Anton Andersen (enl. Gandil) i Danmark upptecknat denna version: »Er ens bøsse blevet forhekset, så at skuddet ikke kan træffe eller ikke dræbe, skal man lægge en gren af Mistel ind i skæftet så hæves forgørelsen og skuddet rammer ofejlbarligt.» Det mesta som här uppe i Norden förtäljts om misteln torde ha varit lånegods. Så lär det ju vara med Baldersmyten. Det är också inte alltid man finner någon verklig övertygelse hos de författare, som berättar om mistelns märkvärdighet. Den annars så fantasifulle Olaus Rudbeckius skrev sålunda 1689 i sin Atlantica (Nelson 1939), att misteln utnyttjades till mycken trolldom, dock »serdeles fordom». Och Dybeck (1845) har antecknat, att man brukat leta efter skatter med misteln som slagruta, »men få eller inga känna nu mer greppen».

Från Saxgarn vet vi av vad ovan sagts, att mistelökningen där inte berott på någon av människor framkallad förändring. Många andra mistellokaler är av sådan karaktär, att de aldrig i någon högre grad kan ha utnyttjats till bete och slåtter, därför att de varit för steniga och branta eller utgjorts av småholmar, som varit obekväma att exploatera. Människans inverkan på naturen förslår alltså inte som förklaring till mistelökningen. Så generell som denna ökning varit, krävs det också en generellt tillämpbar förklaring, och den enda, som står till buds, är den s.k. klimatförbättringen.

Medan Erkamo (1956) i Finland lyckats leta fram ett stort antal förändringar i vegetationen som följd av denna förbättring, är det i Sverige framför allt i djurvärlden, som de stora förskjutningarna påvisats. Man kan t.ex. nämna igelkotten, som från sin tidigare nordgräns i Bergslagen nu vandrat upp till Ångermanland. Beträffande individantalet ger rådjuret i t.ex. Uppland prov på en utomordentlig ökning sedan början av detta århundrade (Haglund

enl. Svärdson 1955). Denna tillskrives i första hand just klimatförbättringen.

Om någon växt vore lämplig att registrera klimatförändringar av mera varaktigt slag, så skulle det kanske just vara misteln, trots dess mångårighet. I saknad av konkurrens på sin ståndort slipper den ju från de flesta växters vedermödor och tidsförlust med att skapa sig livsrum i redan välbefolkade växtsamhällen. När den som här dessutom befinner sig vid sin klimatgräns, bör dess frekvens vara särskilt påverkbar av klimatvariationer.

Klimatförbättringen har under olika tidsavsnitt haft olika innebörd. Från 1750 har januarimedeltemperaturen i Stockholm stigit med omkring 2,5°, under det att sommartemperaturen i stort sett hållit sig oförändrad (Ångström 1938, 1958). Denna förändring har uppnåtts enbart genom att antalet stränga vintrar blivit färre. Medan de 1761–1790 utgjorde 45 %, var de 1911–1940 endast 3 % av samtliga (Liljequist 1943). Ehuru en förbättring av vinterklimatet för misteln har relativt mindre betydelse än av sommarklimatet, kan sannolikt redan denna ensidiga klimatförbättring ha inneburit förbättrade villkor. Från ett minimum omkring 1850 stiger dessutom vårtemperaturen till nutiden med c:a 1,5°, samtidigt som kurvorna för årsmedeltemperatur och vegetationstidens längd i stort sett varit i stigande fram till våra dagar. Det var just kring mitten av 1800-talet, som de västmanländska floraförfattarna samlade sina lokaluppgifter, som var påfallande fåtaliga beträffande misteln, sannolikt därför att denna då hade en mindre utbredning än nu. Det var f.ö. också denna tid, som den stora invandring av nya fågelarter började, som av ornitologerna tillskrivits klimatförbättringen (Otterlind 1954). Med 1930-talet och med tonvikt just på detta årtionde inleddes en period, där till den övriga klimatförbättringen kom en serie sällsynt temperaturgynnade somrar, som bör ha varit särskilt fördelaktiga för misteln och sannolikt satte i gång den acceleration av individökningen, som fortfarande kan iakttagas. Samma årtionde fick kurvan för avskjutning av rådjur i Uppland, som redan dessförinnan haft ett positivt accelererande förlopp, en kraftig knyck uppåt, som föranleder Svärdson (1955) att beteckna denna fas i rådjursstammens tillväxt som exponentiell eller logaritmisk. Mellan rådjurs- och mistelpopulationernas utveckling finns en likhet, som kanske inte enbart är tillfällig, eftersom för båda klimatförbättringen kan ha varit den starkaste drivfjädern till ökning av individantalet. Det är också under 1930-talet, som Erkamo (1956) tycker sig finna

Tabell IV. Månads- och årsmedeltemperaturer i Västerås enligt Sveriges meteorologiska och hydrologiska institut.

	jan.	febr.	mars	april	maj	juni	juli	aug.	sept.	okt.	nov.	dec.	åre
1861–1900	−4,0	−4,2	−2,2	+3,2	+ 9,2	+15,1	+16,8	+14,9	+10,7	+5,2	−0,6	−3,0	+5,
1901–1930	−3,4	−3,2	−0,7	+3,8	+ 9,9	+14,5	+17,1	+15,1	+10,8	+5,7	+0,8	−2,3	+5,
1931–1960	−3,9	−3,9	−1,1	+4,6	+10,7	+15,3	+17,9	+16,3	+11,5	+6,3	+2,0	−0,9	+6,

en lång rad förändringar i växtvärlden, som han anser bero på klimatförbättringen. Den senaste normalperioden, 1931–1960, har särskilt kännetecknats av förhållandevis varma höstar. Överraskande nog har medeltemperaturen för sommarmånaderna också ökats, medan vintrarna blivit något kallare.

I tabell IV redovisas för temperaturklimatets variationer i Västerås så långt tillbaka i tiden, som regelbundna väderleksiakttagelser blivit gjorda. Årsmedeltemperaturen har från perioden 1861–1900 till normalperioden 1901–1930 stigit med 0,6° och från denna period till normalperioden 1931–1960 med 0,5° eller totalt med 1,1°. Sistnämnda temperaturstegring motsvarar enligt Ångström (1958 s. 155) en förskjutning norrut av årsisotermerna vid havsytan på bortåt 2 breddgrader.

Mistelökningen vid Berga säteri i Småland motsvaras också av en klimatförbättring. Enligt Sveriges meteorologiska och hydrologiska institut hade Ryningsnäs, 15 km NV om Berga, från perioden 1901–1930 till 1931–1960 en temperaturhöjning under maj–augusti på i medeltal 1,1° mot Västerås 0,9° och en höjning av årsmedeltemperaturen på 0,5° alldeles som Västerås. Eftersom Berga i nutiden torde ha ett något sämre »mistelklimat» än Västerås, bör stimulansen av klimatförbättringen ha varit om möjligt större än på sistnämnda ort.

Om man accepterat tanken på att mistelns här beskrivna individökning åtminstone främst beror på klimatförbättringen, frågar man sig, om denna lämnat några ytterligare spår efter sig i vegetationen. Erkamos (1956) rön i Finland har redan omnämnts. Från denne forskare härrör bl. a. vissa iakttagelser beträffande lönnens och lindens förökning, för vilka Lindquist (1953) redogör. »Det förefaller som om lönnen skulle ha reagerat positivt inför den klimatets 'uppvärmning' som ägt rum i Norden under de senaste decennierna», säger han. »Detta har, enligt finska biologers undersökningar, tagit sig uttryck i en aktivare fröproduktion vid skogslönnens skandinaviska nord-

ostgräns.» Och beträffande linden har man vid dess nordgräns i Finland påvisat god föryngring från frön även i trakter, där den tidigare endast visat vegetativ förökning. Detta är alltså också en klimatgränsföreteelse.

Om den nu rådande klimatförbättringen är av mera tillfällig art, har man ej anledning att vänta sig, att den skall hinna förändra vegetationen på ett mera påtagligt sätt. Det finns emellertid vissa tecken, som tyder på att den har utsikt att bli mera långvarig. Överdirektör Anders Ångström (1961) har i en tidningsartikel om det geofysiska årets facit bl. a. berört frågan om den ökade kolsyrehalten i atmosfären. Han omnämner Svante Arrhenius' hypotes om att kolsyran trots sin låga koncentration spelade en viktig roll för jordens värmehushållning genom att släppa genom den utifrån kommande strålningen men absorbera den som kommer från jorden. Han påstår, att denna på sin tid mycket omstridda teori på nytt tagits upp för att förklara åtminstone en del av den nu pågående, över stora delar av jorden och särskilt på högre breddgrader märkbara temperaturstegringen. Och kolsyrehaltens ökning anses som bekant i sin tur bero på den våldsamt ökade förbränningen av kolhaltiga bränslen i fabriker och trafikmedel. Visar sig denna teori ha reellt underlag, kanske klimatförbättringen åtminstone till en del blir bestående eller rentav ytterligare förstärkes, och då kan den få möjlighet att på ett mera generellt sätt slå igenom i vegetationen. (Angående CO_2-ökningen se också E. Eriksson 1961.)

Om man inte godtar den nuvarande klimatförbättringen som en huvudorsak till mistelns pågående ökning, bör man kanske i konsekvens därmed frånkänna denna växt betydelse som klimatindikator också i äldre tid och betrakta iakttagna variationer i dess förekomst som enbart beroende på förskjutningar i skogarnas sammansättning, människans ingripande och liknande faktorer.

I anslutning till den i detta kapitel förda diskussionen om effekten av olika skogliga ingripanden på mistelns frekvens, skall här ett tangerande problem inom den vegetationshistoriska forskningen beröras.

Troels-Smith (1960) har i pollenprov från Dyrholmen i Danmark iakttagit en ökning av mistelpollenet under senboreal tid, samtidigt med att de första jordbrukarna började odla upp marken. Han har försökt förklara detta på två olika sätt. Det ena är, att misteln just då gynnats av en avsevärd ökning av sommartemperaturen. Som här nyss visats, synes också en ganska måttlig klimatfluktuation under

i övrigt gynnsamma omständigheter snabbt kunna påverka mistelns numerär. Troels-Smiths andra förklaring innebär, att jordbrukarna genom skogsröjning skapat gynnsammare belysningsförhållanden för mistlarna i kvarstående träd, som därigenom kunnat assimilera bättre och därför också alstra mera pollen. Något senare ockuperades landet av ett herdefolk. I samband därmed försvann misteln. Detta förklarar Troels-Smith så, att herdarna föredrog att utföra röjningar för djurens bete i gles lövskog. Men denna var ofta rik på mistlar med hög pollenproduktion, som därför avtog i mängd. (Alternativt avverkade man de mistelbärande träden för att kunna skörda misteln som foder.) För att få ett objektivt underlag för dessa spekulationer behöver man veta något reellt om sambandet mellan pollenproduktion och skogstyp. Troels-Smith efterlyser en fältmässig undersökning av dessa förhållanden. Så mycket kan jag på basis av egna iakttagelser påstå, att mistlar, som växer i trädkronornas inre och lägre delar i tätt sluten skog, ofta är ganska dåligt utvecklade med få grenar, få blommor och följaktligen få pollenkorn. Men t. ex. på den mistelrika ön Saxgarn kompenseras detta av ofta väldiga mistelanhopningar i kronornas övre delar, på samma sätt som de mistelbärande lindarna under sin blomningstid i sina perifera delar bär ett sammanhängande gyllene bräm av blommor. Det torde endast genom noggranna undersökningar i varje särskilt fall kunna avgöras, var den rikaste pollenproduktionen står att finna.

De förut omnämnda öarna Högholmen med dess igenvuxna löväng och Tidö-Lindö med dess gallrade lövskog borde ha kunnat ge Troels-Smith god hjälp att förklara förhållandena i hans forntida skogar, men tyvärr döljes nu effekten av dessa ingripanden helt av en annan faktor, som antages vara klimatförbättringen, och som har kommit mistlarna att öka över hela linjen.

9. Förutsättningar för rasbildning hos misteln.

Nyss framhölls möjligheten av att det skulle finnas olika klimatraser av mistel, alldeles som det är påvisat hos tall och många andra växter. Detta skulle kunna förklara åtskilligt, som nu är gåtfullt. En speciell atlantisk ras av mistel i Storbritannien skulle t.ex. kunna förklara, varför parasiten finns på denna ö, men däremot inte utmed det europeiska fastlandets nordvästra kust. Det är fullt klarlagt, att misteln uppträder i tre olika fysiologiska raser anpassade till tall, ädelgran och lövträd, och det är föremål för diskussion, om inte löv-

Fig. 5. Misteln har från denna gamla lind på Berga säteri, Småland, som 1890 var det enda mistelbärande trädet där, sedan dess spritt sig till hundratals träd med tusentals exemplar. 30 mars 1961.

trädsrasen låter sig ytterligare uppdelas. Tallrasen skiljer sig från lövträdsrasen också genom att ha något större värmekrav samt genom en rad morfologiska olikheter. Dessa har dock samtliga relativ karaktär. Sålunda har tallmistelrasen vanligen smalare blad än lövträdsrasen och vanligen endast ett embryo i fröet men aldrig tre, medan lövträdsrasen vanligen har två och stundom tre eller t. o. m.

fyra embryoner (s. 494). Dessa skillnader är sannolikt genetiskt betingade men kan möjligen också vara av miljön, d. v. s. värdträdet, inducerade modifikationer.

Mistelns vidsträckta utbredning inom klimatiskt ganska olikartade områden tyder på relativ genotyprikedom. Dess avsevärda ekologiska amplitud, som framgår av Iversens klimatgränskurva, pekar i samma riktning. »The range of tolerance is the direct result of the genetic diversity of the species» (Cain 1944). Med hänsyn till mistelns troligen ganska begränsade spridningsmöjligheter (s. 491) är det sannolikt, att den i stort sett vandrade in på bred front och i början fick ett relativt sammanhängande utbredningsområde. I egenskap av obligat korsbefruktare förde den med sig ett rikligt gensortiment. När sedan klimatförsämring och andra omständigheter ledde till isolering av mindre populationer, fanns det goda förutsättningar för uppkomsten av olika klimatekotyper. Ytterligare en omständighet, som har kunnat bidraga till en genotypisk differentiering, skall till sist omnämnas i anknytning till en beskrivning av de märkliga variationerna i mistelantalet på Berga i Småland.

På Berga säteri hade misteln varit känd av botanisterna sedan 1811 (J. W. Zetterstedt enl. Wiger 1943). När godsägare G. Jeansson i början av 1890-talet övertog Berga, fanns där mistlar endast i ett enda träd (fig. 5), en gammal lind, som ännu lever kvar (Wiger 1943, Gandil 1950, brev från godsägare Y. Jeansson, gårdens nuvarande innehavare, 1960). Redan 1916 fick Lyttkens (1916) rapport från Berga om »oerhörda massor på äldre lindar». Detta superlativa uttryck får nog ses i relation till den tidigare sparsamma förekomsten. Mot slutet av det klimatiskt gynnsamma 1930-talet och före köldvintrarna fanns det emellertid här ett par tusen mistlar, som från mistlarna i en enda moderlind på 40 år spritt sig till 132 träd. Till de olika omständigheter, som medgivit denna snabba förökning, bör också räknas ett positivt intresse från markägarens sida både för lövskogen och dess mistlar.

Så kom emellertid de dramatiska köldvintrarna, som ett slag såg ut att göra slut på alla mistlarna. Populationen räddades, som redan sagts, genom att de nedfrusna mistelgrenarna i stor utsträckning ersattes av adventivskott. Därför blev skadan av kölden, som man först bedömt som katastrofal, av ganska måttlig omfattning. Den har f. ö. nu helt kompenserats och mer än så. Nu, 20 år efteråt, är mistlarnas antal avsevärt större, än när de före köldvintrarna var som mest talrika. Apotekare Stig Ekström, som hjälpt mig att göra en över-

slagsberäkning av antalet mistlar vid Berga 1961, bedömde detta till c:a 3000, en siffra, som mina egna ofullständiga, samma år utförda räkningar tillåter mig att finna sannolik. Trots köldvintrarnas svåra bakslag har mistelantalet sålunda här från 1939 års 2000 nu åter uppnått detta antal och därtill ökats med 50%.

Intressant skulle det vara att veta, vad mistlarnas öde hade blivit, om inte det klimatiskt synnerligen gynnsamma 1930-talet föregått fimbulvintrarna. Under detta bragtes de i allra bästa kondition, kunde bygga upp ett kraftigt intramatrikalt rotsystem och lagra rikligt med näring, vilken sedan underlättade uppkomsten av adventivskott. Dessutom åtskildes köldvintrarna av varma somrar och efterföljdes av milda vintrar, vilket allt måste ha gynnat beståndets restitution. Det är väl tänkbart, att detta under mindre gynnsamma omständigheter kunde ha bragts ner till den obetydliga omfattning, som det hade 1890, nämligen några mistlar i en enstaka lind. Detta är emellertid endast spekulationer. Kanske det inte alls är extremtemperaturerna, som avgjort mistelns vara eller icke-vara i vårt land.

Det är sannolikt, att Bergamistlarna utgör en rest av en mera vidsträckt utbredning i Kalmar län, varav flera fragment fortfarande återstår. Hur kom denna reduktion till stånd? Var den resultatet av en enstaka köldvinter, kanske 1709 års fruktansvärda köldperiod, då isen inte släppte greppet över Stockholms skärgård förrän i juni månad? Eller hade denna reduktion inträffat som en följd av den sekulära klimatförsämringen under de närmast föregående århundradena, eventuellt samtidigt med mänsklig skadegörelse på värdträd och mistlar? Hur detta än gått till, förefaller det sannolikt, att mistelpopulationer här uppe vid klimatgränsen under seklernas lopp vid olika tillfällen utsatts för liknande hopkrympning och ansvällning. En sådan hopkrympning kan ha förstärkt den genetiska differentiering, som redan isolation i perifera småpopulationer kunnat åstadkomma (Dobzhansky 1951). Då en sådan radikal minskning av en population äger rum, tappas givetvis många gener bort, och slumpen kommer åtminstone delvis att avgöra, vilka som skall bli kvar.

Vid en diskussion av möjligheterna hos *Viscum album* till ärftlig differentiering måste man kanske vara beredd på att bemöta invändningen, att det här skulle röra sig om en s. k. konservativ art med små möjligheter till en sådan variation. Cain (1944 s. 228–241) ger en radikal genomlysning av detta enligt honom tankeförvillande och mångtydiga begrepp, i vilket antropomorfismer och falska analogier ställt till oreda. Efterföljande reflektioner ansluter till denna utredning.

Misteln uppträder här uppe i Norden som relikt. Detta innebär emellertid inte att arten *Viscum album* i sin helhet är en relikt, en »konservativ» art, monotyp, med en obetydlig utbredning och med alla möjligheter att snart dö ut. Tvärt om har ju denna art en vidsträckt förekomst i Europa och Asien, som förutsätter en stor fysiologisk tolerans, vilken åtminstone delvis torde vara baserad på genotypisk differentiering. Att misteln är parasit, hänvisad till en relativt exklusiv ekologisk nisch, hindrar emellertid inte, att den är uppdelad i tre olika raser med olika krav på värdträd, nämligen lövträds-, tall- och ädelgransrasen och att den förstnämnda mycket väl kan vara uppdelad i subraser med mer eller mindre utpräglad preferens för vissa värdträd. Samtliga organ på misteln har en vidsträckt fenotypisk variation, som kan tänkas dölja genotypiska olikheter. Det finns sålunda knappast fog för att beteckna *Viscum album* som en utpräglat konservativ art i den bemärkelsen, att den skulle ha förlorat förmågan av ärftlig variabilitet. Att misteln här uppe i sina perifera och isolerade populationer så småningom fått sitt genförråd uttunnat, kan man däremot ta för givet.

10. Mistelns värdväxter i Sverige.

Jag har påträffat misteln på följande värdarter inom mitt undersökningsområde:

Populus tremula, P. candicans, P. canadensis, P. laurifolia, P. nigra, P. trichocarpa, Salix caprea, S. cinerea, S. fragilis, S. pentandra, S. repens ×?, *Betula verrucosa, Alnus glutinosa, Corylus avellana, Ulmus glabra, Viscum album, Sorbus aucuparia, S. intermedia, S. aria, Prunus padus, P. spinosa, Rosa* sp., *Malus silvestris, M. domestica, Pyrus communis, Acer platanoides, Tilia cordata, T. vulgaris, Crataegus monogyna, C. curvisepala, C. submollis* Sarg. (vanl. kallad *coccinea*). Detta gör 32 arter mot tidigare för Sverige endast antecknade 12 (Wollert 1936). Av dessa är *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers., oxeln, samt *Crataegus curvisepala* Lindm., spetshagtorn, och den nordamerikanska *Populus trichocarpa* Hook., jättepoppeln, ej tidigare angivna som värdträd. Eftersom misteln är en utpräglat plurifag parasit, är det stora antalet värdväxter inte alls överraskande. På kontinenten har ett mycket större antal noterats, dock övervägande odlade, exotiska trädarter. Av större intresse än antalet olika värdväxter är de betydande avvikelser i relativ frekvens, som vissa värdarter här visar jämfört med förhållandena på kontinenten.

Tabell V. Vissa trädslags relativa betydelse som värdväxter för misteln.

Värdträd	Antal mistlar	Antal smittade träd	Antal mistlar per träd	% mistlar av totalantalet
Lind (*Tilia* spp.)	22 429	1 092	20,5	78,29
Lönn (*Acer platanoides*)	3 643	341	10,7	12,72
Apel och äppelträd (*Malus silvestris* och *domestica*)	1 053	153	6,8	3,68
Rönn (*Sorbus aucuparia*)	447	125	3,5	1,56
Asp (*Populus tremula*)	127	41	3,0	0,44
Poppelarter (*Populus* spp.)	216	23	9,4	0,75
Sälg och andra videarter (*Salix* spp.)	366	40	9,2	1,28
Hassel (*Corylus avellana*)	117	39	3,0	0,41
Hägg (*Prunus padus*)	97	35	2,8	0,33
Hagtorn (*Crataegus* spp.)	27	2	13,5	0,09
Björk (*Betula verrucosa*)	34	4	8,5	0,12
Alm (*Ulmus glabra*)	20	1	20,0	0,07
Klibbal (*Alnus glutinosa*)	2	2	1,0	0,01
Ask (*Fraxinus excelsior*)	0	0	—	—
Ek (*Quercus robur*)	0	0	—	—

Trädslagens inbördes rangordning efter det antal träd, som antecknats infekterade av mistel, är i ungefärliga tal följande: lind (övervägande skogslind) 1 100 träd, lönn 340, vildapel och äppelträd 150, rönn 125, asp, sälg, hassel och hägg 30–40 vardera. Lind dominerar helt på öarna, stundom i sällskap med lönn. Apel, rönn, sälg och hägg är ofta vanligare som värdträd på fastlandet, nämligen när linden är mindre allmän.

En mera preciserad statistik från 1951 över viktigare värdväxter presenteras i tab. V. Den bör kunna ha ett visst intresse, då vid pollenanalys mistelpollenets frekvens ställs i relation till mängden i samma prov förekommande trädpollen.

11. Är skogslinden en nödvändig förutsättning för större mistelförekomster i Sverige?

Misteln är i Sverige och Norge i hög grad bunden till skogslinden (*Tilia cordata*). I Norge uppskattade Hanssen (1933), att 75 % av värdträden utgjordes av lindar. Vid det tidigare omnämnda Berga i Småland var enligt godsägare G. Jeanssons uppgift (Wiger 1945) av 132 träd 76 % lindar. I mitt undersökningsområde i Västmanland

var av 1864 träd 59 % lindar, och av 28 634 mistlar växte 78 % på lind. Det var inte utan skäl, som västmanlänningarna i äldre tider kallade misteln »lindkrona» (Lyttkens 1916)! Vidare är i Sverige så gott som alla övriga såväl ännu fortlevande som nu utgångna mistelbestånd, som man beskrivit, helt eller delvis bundna till linden. Så framhåller t.ex. Skårman (1925), att i samtliga i Västergötland kända fall misteln uteslutande har förekommit i lind. En uppgift förbiser han dock. Själve Linné (1747) fann misteln på Kinnekulle »hälst i Aplar», vilket ju inte hindrar, att de också där kunde ha funnits i lindar. Subfossila bladrester av mistel tillsammans med rika mängder lindblad vid Lyckan i Värmland (Suneson & Sandegren 1948) och S. Vallösa i Skåne (G. Andersson 1889) liksom mistelpollenfynd från värmetiden t.ex. från Övre Mogetorp i Södermanland (Florin 1957) med massor av lindpollen pekar entydigt på att misteln på ett tidigt stadium och sannolikt redan vid sitt intåg slagit följe med linden. Även i andra svenska pollenanalyser finns mistel- och lindpollen tillsammans, nämligen från Steneby i Östergötland och Kvibille i Halland (Öster & Linnman 1949). Öster fann mistelpollenet tillsammans med pollen av björk, al, lind, ek och alm och misströstade om möjligheten att avgöra, vilket av dessa trädslag, som kunnat vara värd för misteln. Detta problem möter givetvis inga svårigheter att lösa, eftersom av ifrågavarande trädarter endast linden brukar fungera som värd. De många fynd av mistelpollen, som gjorts i Danmark och Norge, har veterligen alltid gjorts i prov innehållande lindpollen, ofta i riklig mängd. Misteln uppträder i Danmark i boreal tid ungefär samtidigt med linden och kulminerar under atlantisk tid ungefär samtidigt med denna. Överallt skönjer man ett intimt samband mellan lind och mistel.

I det artrika myllret av värdväxter på kontinenten upptäcker man inte lindens betydelse lika lätt. Där ser odlade popplar och aplar ofta ut att vara de viktigaste mistelvärdarna, men de tillhör kulturlandskapet. Bortsett från dem är också här linden viktigast av lövträdsmistelns värdar. Detta utsäges ej av Tubeuf, som kallade lövträdsmisteln v. *Mali*, men kan utläsas av hans inventeringsuppgifter.

I viss mån i motsägelse till vad som ovan sagts om sambandet mellan mistel och lind står några iakttagelser av Hafsten (1957) gjorda i Norge. Denne forskare anser sig nämligen av pollenanalyser kunna utläsa, att misteln här invandrat något tidigare än linden. Med all rätt frågar han sig, vilka värdträd, som misteln kunnat disponera före denna arts invandring. Varken alm, al, ask eller ek är

mistelvänliga och björk är sällsynt som mistelvärd här uppe i Norden. Hafsten prövar tankegången, att mistelns tallras den gången i motsats till nu skulle ha kunnat finnas i Norge. Men denna har större värmekrav än lövträdsmisteln (Wangerin 1937 s. 1035), ett faktum, som kommer i konflikt med Hafstens påstående, att det »neppe er grunn til å tro at disse arters [*Viscum, Hedera, Ilex*] temperaturkrav har forandret seg nevneverdig i senkvartær tid». Detta påstående göres i samband med ett försök att applicera Iversens temperaturgränskurvor på norska förhållanden och att med deras hjälp försöka bestämma klimatförändringen sedan värmetiden.

Hafstens tes inbjuder f. ö. till motsägelse. Är det inte sannolikt, att arten *Viscum album* vid sin vandring norrut genom värmetidens lövskogar i egenskap av obligat korsbefruktare fört med sig ett rikt sortiment gener? Det är naturligt att tänka sig, att när sedan klimatet blivit hårdare och Oslofjordspopulationen isolerats, en del härdighetsgener kunnat slå igenom. Varför just *Viscum album*, en art, som har ett mycket vidsträckt utbredningsområde, skulle utmärkas av ekotypfattigdom, är svårt att inse. Och isolation tillsammans med klimatförsämring bör mycket väl ha kunnat förändra populationens genotypiska sammansättning i riktning mot större härdighet.

Om det är tidsfaktorn, som kommit Hafsten att betvivla, att den norska mistelpopulationen kunnat förändras sedan invandringen, går det kanske att peka på den svenska granen, som enligt Sjörs (1961) på 30–50 generationer hunnit få en rik genotypisk differentiering.

Lind och mistel spelar var för sig en stor roll i diskussionen om klimatets historia i Norden. Här skall nu ställas spörsmålet, om det inte vid den fortsatta diskussionen i dessa frågor skulle kunna vara värt att ta hänsyn till det nära sammanhanget mellan dessa två växtarter. Liksom i Mälarområdet nu 78 % av mistlarna växer på lind, bör man räkna med att ett liknande kvantitativt sammanhang rått tidigare. Ett sådant hänsynstagande skulle kunna förhindra sådana missöden, som när Hafsten (1956 s. 115) råkar skriva, att frånvaron av *Viscum*-pollen också kan vara en konsekvens av den sparsamma tillgången på ädla lövträd, i synnerhet alm och lind. (»The absence of *Viscum* pollen may also be a consequence of the sparcity of noble deciduous trees, especially of *Ulmus* and *Tilia*.») Almen bär emellertid som bekant nästan aldrig mistel!

Viktigare är emellertid att en undersökning av det direkta kvantitativa sammanhanget mellan de under varje period förekommande

mängderna mistel- och lindpollen skulle kunna ge upplysningar om klimatvariationer. Om det antagandet är riktigt, att den nu observerade kraftiga ökningen av mistelns numerär såväl i Mälartrakten som vid Berga i främsta rummet är klimatiskt betingad, innebär detta en stor temperaturkänslighet hos misteln, som även vid ganska små klimatfluktuationer skulle kunna framkalla märkbara förändringar i pollenfrekvensen. Eftersom linden är betydligt mera köldtolerant än misteln och mindre labil i sitt uppträdande än denna förmodas vara, borde den inbördes relationen mellan mistel- och lindpollen kunna ge upplysningar om klimatfluktuationer. Det är emellertid lätt att inse, att möjligheten att använda denna metod i hög grad begränsas av de små pollenkvantiteter, som brukar stå till buds. Bättre bör det gå, om man för varje period summerar mistelpollenet från alla prov men ställer denna mängd i relation till allt lindpollen i samma prov i stället för att som Hafsten (l.c., fig. 11) jämföra med ekblandskogens hela trädpollensumma, QM. I den mån, som jämförelsen med enbart lindpollen över huvud taget är realiserbar, kommer den att ge ett avvikande resultat. Samma tankegång som den ovan redovisade, fast mindre radikal har kommit Troels-Smith (1960) att jämföra antalet pollenkorn med pollensumman av de olika trädslag, som kan tänkas ha fungerat som värdar för misteln (*Pinus*/4, *Betula*/4, *Populus*, *Salix*, *Tilia* × 2, *Acer* × 2, *Malus* × 2, *Crataegus* × 2, *Prunus* × 2, *Sorbus* × 2), i stället för att enligt kutym räkna med totala trädpollensumman eller med ekblandskogens pollensumma.

Vid diskussionen om orsakerna till den rikliga förekomsten av mistel i Mälartrakten framhölls betydelsen av den därvarande goda tillgången till lind. Frågan är om denna på något annat håll i Sverige förekommer i samma myckenhet som vid Mälaren. Den i riket vittbereste jägmästaren fil. dr Thure Palm skriver (1958), att »ingenstädes i vårt land torde lind och lönn som skogsträd vara vanligare än i västra Mälardalen». Relativt gott mistelklimat finns det säkert också i andra, av misteln nu ej utnyttjade trakter av Sverige. Kanske i detta fall en edafisk faktor, nämligen god tillgång till den oumbärliga »ståndorten» lind, i lika hög grad som klimatfaktorn har skapat förutsättningar för denna vår största förekomst av mistel. Här finns lindbestånd tillräckligt stora och samlade för att kunna fungera som spridningscentra åt parasiten och kapabla att infektera andra trädslag i bygden. Dessa lindbestånd möjliggör för populationer av misteln att bli tillräckligt stora och täta för att locka de fröspridande fåglarna

och de pollinerande insekterna att uppträda i mera betydande antal och att göra mera omfattande insatser. Individrikedomen ger också beståndet större samlad motståndskraft mot vidriga väderkonstellationer. De många lindarna och lönnarna kring Mälaren beror naturligtvis i sin tur på klimatet, men dessutom på den näringsrika, ännu ej urlakade jorden på den f.d. havsbottnen och givetvis också på historiska omständigheter och äganderättsförhållanden. De flesta mistelrika områdena tillhör nämligen kronan, storgods m.fl. ägare, som haft råd till och varit generösa nog att spara de ädla lövträden.

Lind torde i Sverige vara det enda trädslag, som är tillräckligt lättsmittat och förekommer tillräckligt rikligt för att kunna utgöra ett spridningscentrum för mistel. Vissa utländska poppelarter kan dock utgöra undantag och för lönn bör för säkerhets skull sättas ett frågetecken (se nedan).

12. Andra värdväxter.

Mistel på lönn, asp och apel.

Lönn (*Acer platanoides*) är i Västmanland näst lind den mest frekventerade värdväxten, inte därför att den skulle vara så särdeles lättinfekterad (linden och vildapeln är mycket mera mottagliga för smitta) utan mest därför att den förekommer rikligt tillsammans med lind på en del lokaler. Utan närhet till höginfekterade lindar eller andra trädslag bär den sällan mistel. I genomsnitt bär varje infekterad lönn 11 mistlar mot lindens 20. Detta kan delvis bero på att misteln har svårt att i lönnen föröka sig vegetativt, d.v.s. med adventivskott, däremot mycket lätt i lind. Anmärkningsvärt många smittade lönnar finner man på Tidö-Lindö och på Ådö, och som ströförekomster är de relativt vanliga. Mycket belysande för lönnens relativt större motståndskraft är förhållandena på Björnöns mistelrika sydudde. I dess frodiga lövskogsnatur med kraftiga ekar, askar och almar, varav dock inga blivit smittade, finner man ungefär lika många utvuxna lönnar som lindar. Men av de förra var år 1961 endast 16 träd smittade med 150 mistlar, medan av lindarna 64 stycken var smittade med 1 500 mistlar. När det slutligen gäller att ta ställning till lönnens roll som mistelvärd i äldre tider, kommer lönnpollenets underrepresentation i pollenproven som ett streck i räkningen.

Asparna bär inte sällan mistlar, ofta vackert rundade klot, som dock gärna dör unga. Det är därför föga sannolikt, att aspen ensam skulle kunna uppbära en mistelkolonisation. Så mycket större möj-

ligheter har vissa utländska *Populus*-arter. Mistelbärande popplar hör till de dendrologiska märkvärdigheter, som varje turist lägger märke till nere på kontinenten, men de är ju i regel odlade. I Västerås har en höginfekterad lagerpoppel sedan många år utgjort spridningscentrum för ett stort antal sekundära infektioner inom stadens område. Den är nu stadd i döende och en *Populus trichocarpa* med c:a 200 mistlar har övertagit dess roll.

Främst i mistelstatistiken på kontinenten står dock apeln, huvudsakligen representerad av det odlade äppelträdet. Vildapeln, som är ytterst lättinfekterat och bär ovanligt snabbvuxna mistlar, är här alltför tunnsått och uppträder alltför enstaka för att ensamt kunna utgöra spridningcentrum för misteln.

Mistel på ek.

Med sällsynt ihärdighet har eken långt fram i våra dagar i såväl vetenskaplig som populär litteratur framförts som den viktigaste av mistelvärdar. Orsaken är givetvis i främsta rummet Plinii beskrivning av druidernas kultväsen och den roll som ekmisteln därvid spelade. Vidare har farmakopéerna präntat in, att drog av mistel, »*Viscum quercinum*», insamlats från »ekar och andra träd», och de äldre botaniska auktorerna med Linné i spetsen har framhållit eken som mistelvärd. Det har i Västmanland utlysts tävlingar och anordnats rundfrågor för att få fram ett konkret belägg på en svensk ekmistel, men alla uppgifter, som kunnat kontrolleras, har berott på felbestämning av värdträdet. Eken är mycket vanlig inom mitt undersökningsområde, och jag har därför under mistelinventeringen ständigt varit inställd på möjligheten att finna den som värd men aldrig lyckats påvisa det. En gång fann jag mistel i en ekkrona, men den visade sig ha blåst dit från en angränsande lind. Eftersom misteln alltjämt i enstaka fall uppträder på ek i Frankrike och England, är ett sådant fynd i Sverige ingalunda otänkbart, men ännu så länge finns intet säkert belägg för denna kombination i vårt land. Orsaken kan vara att vi har andra raser av ekar eller mistlar. Av intresse är, att vissa amerikanska ekarter enligt Tubeuf rent av kan betraktas som mistelvänliga.

Mistel på ask, alm, al och björk.

Dessa trädslag är liksom eken alla allmänna ute på mistelns öar, men går i huvudsak fria från dess angrepp. Asken (*Fraxinus excelsior*) har jag aldrig funnit infekterad, almen (*Ulmus glabra*) en gång (dess-

utom finns en uppgift om förekomst på Ådö), klibbalen (*Alnus glutinosa*) tre gånger med enstaka mistlar och björken (*Betula verrucosa*) åtta gånger, varav fyra på träd i Västmanland. I det övriga Europa är almen i hög grad sällsynt som mistelvärd (enl. Tubeuf aldrig mistelvärd, enl. Wangerin 1 gång i England), ask och al mycket sällsynta (9 resp. 6 lokaluppgifter), björken slutligen på vissa håll sällsynt och på andra den vanligaste av värdar. Dessa fyra trädslag jämte eken och de hos oss mistelfria barrträden utgör tillsammans huvudparten av våra skogsträd. Att de samtliga går så gott som fullständigt fria för mistel, är sannerligen en lycka. Om motsatsen varit fallet, skulle förmodligen helt andra aspekter än naturskyddets blivit avgörande för vårt förhållande till misteln. Såväl på den europeiska kontinenten som i Amerika erbjuder misteln och därmed besläktade trädparasiter allvarliga skogsvårdsproblem (Weir 1916).

Misteln saknar helt konkurrens på sina ståndorter. När klimatet är mistelvänligt borde den därför översvämma alla överhuvud smittbara träd. En förklaring till att så inte sker är, att dessa i de flesta fall erbjuder tillräckligt starkt fysiologiskt motstånd och därigenom bildar för misteln oanvändbara ståndorter, en annan, att de bärspridande fåglarna slår sig ned och sår misteln endast i sådana träd, som passar dem på grund av lämpligt läge och andra egenskaper.

Mistel på mistel.

Mest egendomlig av alla mistelns värdväxter är väl misteln själv (plansch IV). Jag har med egna ögon iakttagit fenomenet tre gånger på avbrutna trädtoppar och upprepade gånger tyckt mig se det med kikare uppe i kronorna. Dessa dubbelvarelser är lätta att upptäcka, om de representerar olika kön. Ett annat kännetecken är, att det parasiterande exemplaret växer ut från värdväxtens stam på ett ställe, som är beläget mellan dennas normala förgreningspunkter. Hur förvånansvärt fenomenet än ter sig, låter det sig likväl lätt förklaras. Inga andra grenar blir så nedsölade med fågelexkrementer innehållande mistelfrön som mistlarna själva uppe i trädtopparna. Inga fysiologiska skillnader mellan gäst och värd kan verka hindrande på frönas groning och groddens trivsel, och de båda parternas vävnader bör passa väl samman. Annars brukar mistelns haustorier framträda tydligt skilda från värdväxtens vävnad, här sammansmälter de till en synbarligen harmonisk vävnad.

Våren 1960 hade jag den otvivelaktigt sällsynta turen att i ett av

Fig. 6. Treårig honmistel (i mitten t.v.) parasiterar på gammal hanmistel. Hanmistelns blomknoppar (t.h.) är mer rundade än honmistelns. Se nedan. Värdträdet är en hägg. Detta är på kontinenten mycket sällsynt men här rätt vanligt. Rudö, Ryttern, mars 1960.

mina klätterträd finna en sådan här mistelmistel, en liten tvåledad d.v.s. treårig honmistel uppe i en stor hanmistel (fig. 6). Som högst anmärkningsvärt noterade jag, att denna purunga mistel redan blommade, ty det normala är att blomning inträder först när växten är fyr sexledad. Vidare satt blommorna i tretaliga grupper, som är vanligt hos något äldre individ, och inte enstaka, som de brukar hos förstblommande. Denna förkortning av mistelns »förstärkningsstadium», som enligt min erfarenhet inte förekommer, då den har

andra värdväxter, och som veterligen inte tidigare beskrivits, kan knappast förklaras på annat sätt än att en harmonisk sammansmältning av parasit och värd gett den förra samma näringsfysiologiska eller hormonella förutsättningar för blombildning som den senare redan har förvärvat. — Mistel parasiterande på mistel skall på kontinenten inte vara sällsynt men har förut endast en gång angivits för Sverige.

Mistel på slån, nypon, hägg och hassel.

Att finna mistel på buskar med så klena grenar som slån (*Prunus spinosa*) och nypon (*Rosa canina*) gör ett egendomligt intryck. Det förra har jag upplevt på Bryggholmen i Uppland, det senare på Sundbyholmsön i Södermanland och vid Kärrbo i Västmanland. Båda två uppges på kontinenten vara mycket sällsynta som värdar med c:a 10 lokaluppgifter för varje. Sällsynta är där också mistelbärande hägg och hassel, som här har en ganska stor spridning. Wangerin (1937) påstår i sin sammanställning av mistelns värdväxter, att denna aldrig uppgivits växa annat än enstaka på hägg. I detta avseende utgör det västmanländska materialet ett eklatant undantag, i det att ett stort antal av dessa häggar bär flera mistlar, en hade vid en tidpunkt inte mindre än 49 stycken. Misteln på de slanka hasselstammarna kan ibland ge överraskande upplysning om dessas ålder. Vem skulle tro, att ett hasselspö med 15 mm diameter är så värst gammalt? På ett sådant satt emellertid en 17-årig mistel och hasselstammen måste givetvis vara åtskilligt äldre.

13. Är lövträdsmisteln i Sverige uppdelad i underraser anpassade till olika värdväxter?

Som bekant urskiljer man av misteln (*Viscum album*) tre raser: lövträdsmisteln, tallmisteln och ädelgransmisteln. Endast lövträdsrasen finns i Sverige. Om denna i sin ordning kan uppdelas i underraser, som specialiserat sig på olika värdträd, därom har rått mycken strid. Man har lagt märke till, att lövträdsmisteln i somliga trakter sett ut att föredra vissa bestämda värdarter men där saknats eller vuxit sparsamt på andra värdträd, som i andra trakter gärna angripits.

Heinricher (1911, 1913) menade, att om misteln bara en gång lyckades komma till utveckling på en värdväxt, som den normalt inte förmådde attackera, skulle den kunna vänja sig vid denna

och dess avkomma bli alltmer anpassad till denna värdart. På så sätt bildades tillvänjningsraser såsom björk-, ek-, al-, asp- eller poppelrasen. Detta är ett rent lamarckistiskt tänkesätt. Han framhöll också — vilket kanske kan roa en nutida läsare — dessa tillvänjningsrasers stora betydelse, dels teoretiskt: de kunde ge svar på frågan om förvärvade egenskapers ärftlighet, dels praktiskt: man skulle kunna odla mistlar för julhandeln av raser, som inte angrep fruktträden! Heinricher ansåg också, att det i samma skog skulle kunna växa intill varandra olika tillvänjningsraser på olika träd.

Tubeuf (1923) trodde inte alls på dessa specialraser och framhöll bl. a., att de, när de möttes i naturen, skulle korsa sig med varandra och på det viset få sin egenart utsuddad. I stället tänkte han sig, att de fröspridande fåglarnas vanor vid valet av sitt-träd kunde förklara en del oregelbundenheter i mistelns spridning och att olika individuell disposition hos värdträden var ansvarig för andra.

Wangerin (1937) fann det dock sannolikt, att lövträdsrasen i olika trakter anpassat sig till en bestämd trängre krets av värdträd och att denna specialiseringstendens gått olika långt och i skilda riktningar i olika trakter. Han stannade likväl för slutomdömet, att frågan inte var definitivt avgjord, och vid denna status lär vi alltjämt befinna oss.

De kulturförsök av mistel på olika värdträd, som gjorts för att utreda denna fråga, har ofta gett svårtolkade och motsägelsefulla resultat, och de värdväxtlistor, man haft att tillgå, har ej gett någon fullständig bild. En kvantitativ inventering av det slag, som framlagts i detta arbete, skulle förmodligen, om den upprepades på andra håll, kunna ge en värdefull belysning av problemet.

Jämför man mistelns fördelning på olika värdväxter i Skandinavien, får man det bestämda intrycket, att här inte förekommer någon uppdelning i specialraser. Linden dominerar på olika håll med 65–75 % av de infekterade träden, och det skulle vara mycket egendomligt, om inte de övriga trädslagen direkt eller indirekt hade infekterats av smitta från linden. Eventuella genom mutationer uppkomna gener, som möjliggjorde för misteln att trivas i andra värdarter än de vanliga, skulle på grund av panmixin snabbt blandas upp med vanliga »lindmistel»-gener och deras avkomma lätt hamna på »fel» värdträdsart. Att några trädslag, såsom hasseln, är mycket vanligare som värdar här uppe än på kontinenten, kan måhända bero på, att de här är allmännare på mistellokalerna. Märkvärdigt är det dock, att häggen, som på kontinenten skall vara så utomordentligt sällsynt värdväxt och aldrig ha smittats annat än av

enstaka mistlar, här är påtagligt lättinfekterad (35 träd) och i ett fall hyst inte mindre än 49 exemplar av parasiten. Kanske bör man gissa på att vi i Sverige kan ha en för misteln mera lättillgänglig häggras.

Om man kunde påvisa en särskild björkmistelras på kontinenten, skulle detta också ha intresse för svenska förhållanden. Därigenom skulle det bli begripligt, varför misteln här är så påfallande ovanlig på björk, som ju likväl är vårt dominerande lövträd. (I mistelområdet vid Mälaren finns huvudsakligen *Betula verrucosa*.) I Mellaneuropa är denna konstellation mycket mera allmän och björken kan räknas till de normala mistelvärdarna, ehuru med mycket ojämn spridning. En stor enkät av Tubeuf bland lokala skogstjänstemän i tysktalande länder visar sålunda, att i ett område omfattande Ost- och Västpreussen, Pommern och Brandenburg »björkmistel» uppgivits från relativt sett många fler orter än för övrigt. Men också inom detta område är ojämnheten påfallande. Enligt Gross (1931) är björken i södra Ostpreussen den vanligaste mistelvärden. I mitt undersökningsområde har jag däremot inte funnit fler spontana mistelbjörkar än dessa: 1 på vardera Kalvholmen och Tidö-Lindö samt 2 på Saxgarn. Utanför detta område fanns 3 på Ådö i Uppland och 1 på Berga i Småland. Samtliga dessa uppträdde bland höginfekterade lindar, av vilka de torde ha smittats. Till jämförelse inbjuder Lohmeyers (1955) fynd av mistel på björk, i detta fall *Betula pubescens*, nordväst om Uchte i Kr. Nienburg, Västtyskland. Det är 8 björkar med 20 mistlar på en isolerad förekomst utanför mistelns egentliga nordostgräns, sålunda utan den permanenta möjlighet till infektion från en närbelägen smittohärd, som hos oss tycks vara den enda möjligheten att få björkar angripna. Märkvärdigt nog tycks det i Tyskland vara ganska vanligt, att björken fungerar som värd just på sådana utanför det egentliga mistelområdet framskjutna lokaler som denna vid Uchte (Wangerin 1937). Björkens olika förhållanden som mistelvärd i olika trakter kan förmodligen bäst förklaras genom förekomsten av genetiskt skiljaktiga mer eller mindre mistelvänliga björkraser eller mer eller mindre björkvänliga mistelraser.

Till förmån för det senare alternativet talar ett par här gjorda iakttagelser. Det gäller i båda fallen svensk *Betula verrucosa*, som kommit i tillfälle att bli infekterad av utländskt mistelfrö. Sålunda sådde den tyske mistelforskaren Ulrich Rühlmann 1935 tyskt »björkmistel»-frö i 3 björkar på Berga gård (Wiger 1943), och de 3 därvid bildade mistlarna lever med hjälp av adventivskott fortfarande kvar. Vidare påträffades år 1943 i Lund i en ursprungligen uppländsk björk en

mistel,[1] som kan antas ha utländsk proveniens (GERTZ 1944). Om detta inte helt klarlagda fall medräknas, skulle i Sverige ha iakttagits summa 4 björkar med mistel härstammande från utlandet, medan av hela det svenska björkbeståndet, som inte minst är företrätt i misteltrakterna, endast 8 spontant mistelsmittade björkar noterats av författaren. Om inte RÜHLMANN använt sig av ett särskilt knep att få misteln att trivas på björk, som inte naturen känner till, och om det inte här föreligger ett fall av plasmatisk pseudonedärvning, återstår ingen annan förklaring än att det existerar mistelraser med olika förmåga att parasitera på björk. Denna differentiering är emellertid i Sverige inte känd bland inhemska mistlar.

14. En immunbiologisk gåta.

Vid Solbacken i Kärrbo fanns 1960 Sveriges förmodligen då enda mistelbärande alm. Detta trädslag är likväl allmänt i misteldistriktet. Men denna alm bär inte en mistel utan tjugo i åldrar mellan ett och nitton år. Vid Mårtenshamn i Kärrbo fanns till nyligen Sveriges förmodligen enda mistelbärande rosenbuske. Men denna bar inte endast en mistel utan två, av olika ålder, som satt på var sin stam. På Kalvholmen i Ryttern fanns bland tusentals björkar år 1951 endast en mistelbärande, men den hade tretton mistlar. På ön Saxgarn i samma socken var av de många björkarna vid samma tid endast en mistelbärande, men med 26 mistlar. På Ådö i Uppland var tre björkar infekterade, varav åtminstone en massinfekterad. Paralleller till dessa företeelser är en enstaka, starkt nedsmittad björk bland många osmittade i Eisgrubs park, Mähren (ZIMMERMANN enl. TUBEUF), och den många gånger avbildade mistelrika gamla eken vid Isigny-le-Buat i Normandie.

Hur kan det komma sig, att den i vårt land normalt mistelfientliga björken, när den en gång gett upp motståndet mot misteln, plötsligt öppnar stora famnen för denna? En enkel förklaring vore, att alla mistlarna härstammade från ett frö, d.v.s. att den första misteln genom adventivskott från sina barkrötter (s. 494) gett upphov till de övriga. Men mistlarna ser inte ut, som om de kom från adventivskott, de är vidare alltför utspridda i trädkronan och de är av skilda kön, vilket varit omöjligt, om de bildats genom vegetativ förökning från ett gemensamt ursprungsindivid. Jag har dessutom på tvärsektioner genom mistelbärande grenar av björk konstaterat, att de olika mistelbestånden saknar inbördes förbindelser genom barkrötter.

[1] Denna enl. meddelande av prof. TYCHO NORLINDH nu utgången.

Fig. 7. Lika vanlig som björken (*Betula verrucosa*) är som mistelvärd på sina håll i Mellaneuropa, lika sällsynt är den i Sverige. Bland Saxgarns hundratals björkar var detta träd i mars 1951 det enda infekterade, men det bar 26 mistlar, varav ungefär hälften kan urskiljas på bilden. 23 mars 1951.

En annan möjlighet till förklaring är TUBEUFS fågelpsykologiska teori, enligt vilken de mistelspridande fåglarna väljer vissa för dem tilltalande träd att sitta i. Om en sålunda favoriserad björk år efter år kletas ner med mistelfrön från fåglarnas exkrementer, kan till sist ett frö råka ge upphov till en mistel. Efter detta finns det ytterligare ett skäl för fåglarna att komma till det trädet, ty de dras till mistel.

Denna fågelteori har utan tvivel åtskilligt fog för sig och kan kanske åtminstone hjälpa till att förklara andra besynnerligheter, som t.ex. denna: i en allé finns det jämngamla lindar. Ett år har tre träd var sin mistel. Efter ett par år har dessa tre träd resp. 3, 4 och 1 mistlar och efter ytterligare några år finns det resp. 15, 10 och 3 mistlar i samma träd, medan de övriga 9 träden alltjämt är oinfekterade. Jag har i mina anteckningar ett stort material av likartad natur, som belyser problemet, varför inte alla träd i allén blev likformigt smittade. Förklaringen skulle sålunda enligt denna teori vara, att fåglarna föredrar att slå sig ned, där mistlar redan finns. Ja, jag har t.o.m. flera exempel på att träd med enbart hanmistlar har sett ut att verka attraherande. Det tycks faktiskt inte vara bären, som fåglarna i första rummet orienterar sig till, utan själva mistlarna. Gult är en färg, som de lätt urskiljer (ALTEVOGT 1953), och hanmistlarna är om vintern ganska gula.

Särskilt när det gäller almen, som enligt TUBEUF inte ens kan smittas, och i alla händelser normalt har en enorm motståndskraft, lär den fågelpsykologiska förklaringen inte förslå långt (fig. 8). Den enstaka mistelalmen i Kärrbo har dessutom ingen särskilt attraktiv placering. Man har en känsla av att det är en immunitetsbarriär, som bryts upp av den första misteln, vare sig det är denna, som i fortsättningen kan leverera frön, vilka tack vare plasmatisk anpassning får lättare att utvecklas till mistlar på värdträdet, eller det är detta, som blivit desensibiliserat gentemot mistelns giftverkan. En sådan giftverkan finns nämligen, som kan ge upphov till nekroser på värdträdet, vilka hindrar misteln att själv komma till utveckling.

Man kan leta efter analogier till företeelsen »den massinfekterade almen» på olika håll inom den moderna infektionsbiologien (CHESTER 1933, GÄUMANN 1951). Men det finns inte mycket att inhämta, undantagandes vissa undersökningar på päronträd. Redan LAURENT (1901) och HEINRICHER (1917) och sedan PAINE (1950), GÄUMANN & PETÉR-CONTESSE (1951) och SCHOLL (1957) har gjort infektionsförsök med mistel på päronträdet, vilket reagerar särskilt våldsamt

Fig. 8. Almen (*Ulmus glabra*) är ytterst sällsynt som mistelvärd. Detta är kanske f.n. den enda mistelbärande almen i Sverige, men den bär 20 mistlar. Solbacken, Kärrbo, maj 1960.

för de toxiner, som mistelbäret och mistelgrodden avger. På det ställe, där ett bär anbringas kan uppstå nekros, som ibland leder till att hela grenen dör. Mistelns angreppsförmåga är omvänt proportionell mot dess toxiska verkningar. Olika päronträdsorter är olika

känsliga. Mistelbär från olika lövträdsarter har olika toxisk effekt. Denna förstärks vid år efter år upprepad infektion. Detta är ju emellertid immunreaktioner av samma slag som man påträffar inom humanbiologin. De innebär en förstärkning av immuniteten efter infektion. Men hos vår alm gällde det ju tvärtom, att en från början befintlig immunitet blev upphävd. Under vissa betingelser lär päron-trädet-värden emellertid kunna desensibiliseras, och det var kanske något sådant som skedde, när almens motstånd mot mistel bröts.

En ytterligare förklaring är, att dessa undantagsträd bär på sällsynta gener, som medför nedsatt immunitet.

Det är troligt, att det nu framlagda problemet här för första gången klart formulerats. Men dess lösning återstår.

15. Kalkfaktorn.

Visserligen fyller misteln inte sitt behov av salter direkt ur marken, men den kan givetvis via värdträdet vara influerad av markens salthalt.

I flera länder har man velat se ett sammanhang mellan hög kalkhalt i jord och berggrund å ena sidan samt förekomst av mistel å den andra. Så tycks i stort sett vara fallet i Nordfrankrike och Belgien (Laurent 1890, 1899, 1900) samt Luxemburg (Klein 1915) och Holland (A. de Wewer enl. Tubeuf). Dessa iakttagelser får ytterligare stöd av att misteln saknas på det nordvästtyska låglandet och Lüneburgerheden, områden som i stort sett är fattiga på kalk. Men Tubeuf har visat, att sambandet med kalk inte gäller för mistelns tallras, och han har också beträffande lövträdsmisteln i Tyskland framlagt argument, som visar, att kalkkravet i varje fall inte får anses som generellt.

I Norden växer misteln övervägande över kalkrik mark. Danmarks enda nutida spontana mistelförekomster finns vid Faxe på Själland, där kalkberget ligger tätt inunder (Gandil 1950). I Norge växer misteln endast i Oslofjordens kambrosilurområde, och Hanssen (1933) påvisar, att samtliga dess lokaler gynnas av kalk. I Sverige fanns mistel förr vid Kristianstad på kritgrund. Förekomsterna vid Horsö och Björnö i Kalmar län vilar på kambrosilur, här dock mest som sandsten, som kanske inte är så kalkrik. Vid den stora mistelförekomsten i Berga, samma län, finns lokal anhopning av kalk (enl. godsägare Y. Jeansson har här vid jordartsanalyser av angränsande åkrar funnits rikligt med kalk). Vid Vittaryd, Småland, förekommer

amfiboliter och i S:t Anna skärgård, Östergötland, spridda grönstensstråk och rik kalkhalt i marken. Samtliga de gamla västgötaförekomsterna, alla nu borta, njöt gott av kalken: Västerplana Storäng, Råbäck samt Hällekis vid Kinnekulle vilar på kambrosilur. Västgötalokaler var också St. Eken och Spårön på Kålland. Detta är en trakt, som visserligen vilar på urberget, men ett urberg som består av kalkhaltig gnejs med inslag av kalkförande grönstenar och där vegetationen till inte mindre än 12 % består av kalkälskande arter (Karvik 1951). De omdiskuterade lokalerna på Hunneberg, slutligen, bör ha vilat på kambrosilur. Alla dessa nu uppräknade områden förefaller att mer eller mindre generöst gynnas av kalk. Om lokala anrikningar av detta ämne också förekommer på följande utgångna småförekomster lämnar geologiska beskrivningar ej upplysning: Blekinge: i Karlshamns skärgård och på Eriksberg; Småland: Ekön i Misterhult och Vinäs i V. Ed; Västergötland: Öjared. Nu framlagda utredning gör inte anspråk på att vara fullständig.

Återstår så den stora mistelförekomsten vid Mälaren. Där finns ingen kalk i berggrunden, men under istiden avsattes kalkhaltig ishavslera, härstammande från Bottniska vikens kambrosiluravlagringar. Mest kalk fick östra delen av Mälarslätten. Västerut avtar kalkhalten i märgeln för att bortåt Kungsör helt försvinna. Kalkgynnade växter finns också mest österut. Man behöver givetvis inte ifrågasätta direkt proportionalitet mellan kalktillgång och mistelrikedom, men det är i alla fall anmärkningsvärt, att den mesta misteln vid Mälaren numera växer kring sjöns mellersta och västra del, bl. a. längst bort i väster vid Kungsör nära tusen mistlar. Emellertid har myllan i de ängslövskogar och liknande växtsamhällen, där misteln hos oss förekommer, också på de västliga Mälaröarna en relativt hög kalkhalt. Jag har med kolorimetrisk metod påvisat pH-värden, som på prover från 7 lokaler varierat mellan 6,0 och 7,0. De anger, liksom växtlighetens allmänna typ, åtminstone en god bonitet. Där finner man också sådana fordrande arter som *Galium odoratum, Campanula latifolia, Pulmonaria officinalis, Viola mirabilis, Mercurialis perennis, Lathyrus vernus, Polygonatum odoratum* och naturligtvis *Anemone hepatica*. Ett par av de viktigaste lokalerna vilar på en bädd av snäckskal.

Som sammanfattning kan man påstå, att misteln i nutiden i Norge och Danmark helt håller sig till kalkhaltig mark och i Sverige på sina flesta lokaler företer en kalcifil tendens. Värdväxtens roll av mellanhand vid mistelns saltupptag-

ning gör det i och för sig komplicerade kalkproblemet ännu svårare. Säkert torde det väl emellertid vara, att kalken genom att ge marken lämpliga egenskaper kan bereda väg för lämpliga värdväxter (se bl.a. H. W. Waldén 1956, Stålfelt 1960).

Wangerin (1937) framkastade diskussionsvis den teorin, att misteln i Nordfrankrike, Belgien, Luxemburg, Nordvästtyskland och i viss mån västra Danmark befann sig vid en klimatgräns, i detta fall en gräns till ett alltför atlantiskt klimat. I likhet med växter vid andra klimatgränser kunde den i detta läge vara förhållandevis mera kalkberoende. Detta resonemang skulle naturligtvis också kunna tillämpas på de nordiska lokalerna, där misteln tangerar sin naturliga nordgräns. Om denna växt är i olika grad beroende av kalk i olika delar av sitt utbredningsområde, överensstämmer detta med de erfarenheter, som vi numera har om många andra växtarter. Tubeuf (1923) visste inte detta, då han på basis av egna erfarenheter från Mellaneuropa kategoriskt tillbakavisade det samband mellan kalk och mistel, som man tyckt sig finna i den europeiska kontinentens nordvästra, atlantiskt betonade zon.

16. Mistelns näringsutbyte med värdväxten.

Mistlarna är som bekant halvparasiter, heterotrofa beträffande mineralsalter och kvävenäring, annars autotrofa. En vacker illustration till detta förhållande gavs två år i rad (1948–49), då lindmätaren (*Erannis defoliaria*) härjade och knappast lämnade ett blad orört i lindskogen på Högholmen. Detta avklädda tillstånd hos träden varade någon månads tid. Den enda grönskan var mistlarna, som här förekommer i stora mängder. De tycktes bara må väl av värdväxtens misär. Aldrig har jag sett mistlar så fräscha och spänstiga som i denna spökskog. De demonstrerade på ett uppseendeväckande sätt sitt oberoende av värdväxtens tillstånd. En liknande företeelse iakttog jag på en mistelbärande rönn vid Tällbo i Irsta, som jag ofta brukade besöka, därför att den hade mycket stort intresse från en annan synpunkt. Våren 1954 konstaterades, att trädet var till synes dött, och att det perifera grenverket var uttorkat. Men ända fram i juni var misteln fortfarande vid liv och utnyttjade alltjämt rönnstammens förmåga att transportera vatten. Det var en 20-årig, ganska stor mistel. Dessa iakttagelser i naturen har sina motsvarigheter i experiment, som utförts på mistelbärande växter, där man avtagit värdväxtens blad (litt. hos Tubeuf kap. 9). För att kunna suga åt sig vatten

Fig. 9. Hypertrofier på lind, som framkallats av mistel. Dessa gallbildningar hör till de största, som över huvud taget förekommer. L. Hällegrund, Irsta, mars 1951.

från värdväxten har mistelcellerna ett högre osmotiskt tryck, enligt Senn (1913) på *Sorbus* sp. 21 atm. större än dennas.

Misteln kan sålunda bokstavligen suga ut sin värd och tycks åtminstone i vissa fall kunna konkurrera ut dennas egna skott från vattentillförsel. Enligt Härtel (1937) skulle misteln dessutom bedriva rovdrift på vattnet genom att låta vattenströmmen flyta oreglerad under sommaren. Då står klyvöppningarna jämt öppna, medan de under vintern jämt är slutna. Misteln beter sig som om den levde på en våt ståndort om sommaren och på en torr om vintern. Dess relativa transpiration är under sommarmånaderna 10 gånger så stor som hos en björk, varpå den parasiterar. Jag har sett många exempel på hur misteln skadat höginfekterade träd. Detta beror dels på att värdväxtens ledande vävnader desorganiseras genom mistelns allt tätare rotnät, dels också på dess konkurrens om vattnet (fig. 9). När, som jag tidigare redogjort för, en snabb uppförökning av misteln inregistrerades under 1940-talet, kunde ett enda träd på kort tid bli klätt med ett stort antal små mistelplantor, kanske i hundratal. Dessa småplantor gjorde till synes ingen skada. Men 10 eller 15 år senare har de vuxit ut till stora mistelbuskar, som svårt belastar den gren, där de sitter. Ofta växer mistlarna nu så tätt, att det varken blir plats för nya mistlar eller nya grenar på värdträdet. Den ena toppgrenen efter den andra vissnar och dör och kanske till sist hela trädet, om inte rotskott från detta övertar successionen. Ödesdigra var i detta sammanhang de torra somrarna 1955 och 1959. När Hanssen (1933) gjort gällande, att i Norge inga skador av misteln iakttagits på värdträden, och när Lange (1931) framhållit detsamma beträffande Danmark, måste det bero på att det den tiden i dessa länder inte förekom sådana enorma massinfektioner, som de sista decennierna blivit vanliga i Mälardistriktet. Enligt Wangerin (1937) skall också i Mellaneuropa livshotande mistelskador på värdträden vara sällsynta.

Det är inte omöjligt, att det överdrivna betonandet, att misteln ej skadar sin värd, kan ha sin rot i den teleologiska uppfattning enligt vilken parasiter försöker göra minsta möjliga skada på sina värdväxter för att kunna dra största möjliga nytta av dem.

17. Fåglar, som utför fröspridningen.

Då och då har det i Mälartrakten förekommit experiment med att så — eller som det här oegentligt kallas ympa — misteln på olika

värdträd. För det mesta har de misslyckats. De lyckade försöken torde ha varit så fåtaliga, att de ej kunnat inverka på mistelns allmänna utbredning. Annars är det uteslutande fåglar, som sörjer för mistelns spridning. Det är endast tre fågelarter, som hos oss har specialiserat sig på mistelbär, nämligen björktrasten, sidensvansen och i mindre utsträckning dubbeltrasten.

Mistlarnas bär är egentligen skenfrukter, som innanför fruktskalet innehåller ett mycket klibbigt fruktkött. Limämnet i detta brukar man kalla viscin. I Sverige har fruktämnena i början av juni utbildats till små glänsande, gröna bär. Dessa växer långsamt och får först på hösten full storlek.

Björktrasten.

Tubeuf framhåller energiskt, att bären får vara i fred för fåglar till fram i januari–februari. Detta överensstämmer inte med mina iakttagelser. Redan i slutet av november, då bären i regel fått sin definitiva vita färg, sätter fåglarna igång. Flockar av björktrastar (*Turdus pilaris*) drar då under ljudligt skorrande fram genom mistelskogen, åtskilliga tycks stanna kvar under vintern, andra, som varit söderut, tillkommer framåt våren. På ett ställe, där mistel denna tid skördades för julhandeln, berättade man, att björktrastar under kalla vintrar inte drog sig för att äta bär ens i de träd, där man just höll på med mistelskörden (fig. 10). De har en aktningsvärd kapacitet: vid utfodringsförsök anställda av Heintze (1916) uppgick dagsransonen till c:a 150 rönnbär med en vikt av 46 gr. En fågel väger 49 gr. Jämte sidensvansen är björktrasten den enda mera betydande konsumenten av mistelbär i Mälarområdet. Det är därför så mycket egendomligare, att Tubeuf frånkänner denna fågel varje betydelse för mistelns spridning. Två av honom åberopade auktoriteter, Jäckel-Blasius och Altum (Tubeuf 1923 s. 626) känner inte till, att snöskatan äter mistelbär, och en tredje, Caspary, har funnit, att den i fångenskap endast »i yttersta nödfall» kan förmås att äta av dessa bär. Från Schweiz finns visserligen en uppgift om att björktrasten setts äta mistelbär (Coaz 1918). Men liksom många andra observatörer framhåller Coaz' sagesman, v. Burg, att dubbeltrasten är den enda konsumenten att på allvar räkna med, den är en verklig »Liebhaber» på denna underliga föda. Samme Blasius, som utgivit Jäckels nyssnämnda arbete, låter emellertid en uppgift om björktrasten som mistelbärskonsument komma med i 1905 års edition av Naumanns »Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas» utan att på

Fig. 10. Björktrasten äter av de söta, klistriga bären. Efter en snabb passage genom kroppen expedieras bärresterna tillsammans med de välbevarade fröna som trådformiga exkrementer. Saxgarn, mars 1952.

något sätt låtsas om, att JÄCKEL haft motsatt uppgift. Senare utgivna huvudverk i tysk ornitologi, som jag haft tillfälle att ta del av, såsom NIETHAMMERS »Handbuch der deutschen Vogelkunde» (1937), nämner inte misteln i samband med björktrasten.

Kvar står därför problemet: har de tyska björktrastarna andra matvanor än de, som tillbringar sina vintrar i Mellansverige? Det kan synas, som om denna dietfråga skulle vara av ringa betydelse. Men kunde man få säkra belägg på att det verkligen förelåg en skillnad, skulle saken vara nog så intressant och kanske kunna förklaras endast av olika arvsanlag hos de olika populationerna. För denna

teori talar, att de flyttande björktrastarna håller en sydvästlig huvudriktning, varför Tubeufs sydtyska marker mest besöks av finska och ostbaltiska fåglar, medan Västeuropa och England är de mellansvenska fåglarnas mål. Och i England nämns björktrasten vid sidan av dubbeltrasten som mistelbärätare! (W. G. Baker enl. Tubeuf s. 108.) Mot teorin talar, kanske på ett avgörande sätt, björktrastens allmänt vagabonderande uppträdande, som bör försvåra, att de olika populationerna hålls isär.

Vissa förskjutningar har iakttagits i björktrastens utbredning. Det sista seklet har den sålunda i Centraleuropa på ständigt ökade arealer övergått från att enbart vara vinterfågel till att också häcka (Dircksen 1954). I Sverige har det från Göteborg (Holmström 1944) och Stockholm (Engström 1956) noterats, att den är på väg att bli stadsfågel; i trädgårdarna gör den sig också alltmer hemmastadd. Men några bevis för att den blivit talrikare på mistelns lokaler i Mälartrakten och därigenom kunnat bidra till ökning av dennas frekvens föreligger faktiskt inte.

Sidensvansen.

Sidensvansen (*Bombycilla garrulus*) är inte bara i Sverige utan också på kontinenten känd som en effektiv spridare av mistelfröna (plansch III). Den utmärks av ett oregelbundet uppträdande. Somliga år förekommer den i väldiga flockar, som från sitt nordliga hemland kan göra invasioner långt ner på kontinenten, och även i Sydsverige har man huvudsakligen betraktat den som en invasionsfågel. Av en del ornitologisk litteratur kan man få uppfattningen, att sidensvansen endast vissa år visar sig i södra och mellersta Sverige. Under åren 1945–1961 har jag emellertid i den mellansvenska mistelregionen funnit dessa fåglar uppträda ganska talrikt varje vinter. Långt fram i april har jag sett stora sidensvansflockar med systematiskt allvar avbeta bären i mistelkronorna. Artens årliga uppträdande intygas också av Cube (1950) i iakttagelser från Skåne och Småland under åren 1920–1950, och Rosenberg (1953) noterar i sin fågelbok, att sidensvansen »nog» varje vinter visar sig i mellersta Sverige. Man kan sålunda räkna med att sidensvansen regelbundet medverkar till mistelns spridning. Detta gäller alltså också i Sydsverige, och enligt godsägare Y. Jeansson är sidensvansen den viktigaste bärspridaren på hans mistelrika gård Berga i Småland. Man kan få den uppfattningen, att sidensvansen blivit en mera regelbunden besökare hos oss på senare år, och i så fall skulle man där måhända finna en av

förklaringarna till att misteln ökat i antal. Den kan emellertid också ha uppträtt lika regelbundet tidigare utan att ha blivit föremål för lika noggranna observationer. Sådana felbedömningar, som beror på ökat antal observationer på senare tid, har blivit en vanlig följd av det ökade fågelintresset.

Dubbeltrasten.

Dubbeltrasten (*Turdus viscivorus*), tyskarnas »Misteldrossel», »Mistler», den klassiske mistelbärätaren, som av Tubeuf för Mellaneuropa också anges som den viktigaste, stannar under vintern i Mälartrakten kvar endast mycket fåtaligt och särskilt under goda rönnbärsår. Därför kan den under denna tid knappast här spela någon större roll för misteln. När fågeln på våren återkommer i större antal, kan den kanske också i vårt land ha en viss betydelse för spridning av de många ännu i träden kvarsittande mistelbären. Kvantitativt kan dock de enstaka och relativt fåtaliga dubbeltrastarnas insatser ej mäta sig med dem, som göres av de i stora flockar uppträdande björktrastarna och sidensvansarna. Andra fåglar än de nu nämnda torde inte spela någon väsentlig roll för mistelns spridning i Mellansverige.

Dubbeltrasten kan uppträda synnerligen aggressivt, om den råkar bli störd i mistelskogen av konkurrerande bärätare. Så här har jag en gång protokollfört det: »Det är temperamentsfulla fåglar. En solig senvinterdag var jag ute på Saxgarn. Där fanns en dubbeltrast, som flög kring och vittjade sina misteltråd i avskild ro. Men så kom det en flock sidensvansar, som ömsom sävligt försåg sig från bärförrådet, ömsom smälte maten på en sittgren. Detta besök bekom inte dubbeltrasten väl. Den for som en ond ande från träd till träd under avgivande av ljudliga protester. Då och då gjorde den attacker mot inkräktarna med vingflax och näbbhugg, dock utan att nämnvärt kunna oroa de pösiga sidensvansarna.» Komiskt nog har jag senare funnit en av Naumann (1905) i hans fågelbok nedtecknad passus om dubbeltrasten, som visar, att det inte varit ett alldeles tillfälligt lynnesutbrott, som jag råkat bli vittne till: »denn hat einmal eine Misteldrossel auf einem oder einigen vollen Mistelbäumen Posto gefasst, so entfernt sie sich nie weit davon; und sobald es eine andre wagen will, auch an dieser Tafel sich zu sättigen, so wird sie gleich mit grimmigen Bissen verfolgt und womöglich weggejagt».

Några anteckningar från vintrarna 1945–52 kan ge en uppfattning om de olika fåglarnas relativa betydelse för mistelns spridning. Björktrasten sågs syssla med mistlar inalles 25 gånger, varav 7 i nov., 2 i dec., 4 i jan., 8 i febr., 3 i mars och 1 i maj. Under samma tidsperiod noterades sidensvansen 21 gånger verksam i mistlar, nämligen

1 gång i okt., 2 i nov., 2 i dec., 4 i jan., 7 i febr., 3 i mars och 2 i april. Dubbeltrasten sågs 1 gång i dec. och 1 gång i febr. Den sistnämnde uppträdde enstaka, medan björktrasten oftast och sidensvansen alltid förekom i flockar.

Alltjämt görs det ofta gällande, att misteln skulle spridas epizoiskt. Fåglarna skulle endast äta fruktköttet och sedan stryka av fröet och skalet mot sittgrenen. Detta är i alla händelser inte den normala metoden hos de två fågelarter, som jag närmare kunnat iaktta, sidensvans och björktrast. Jag har aldrig på trädstammarna sett mistelfrön, som kunde misstänkas ha applicerats på detta sätt. I vanliga fall sker spridningen utan tvivel endozoiskt (fig. 11). Fåglarna sväljer bären. Dessa innehåller innanför fruktskalet (Tomann 1906) ett lager av cellulosaslem, som förmodas vara smältbart i fågeltarmen, och därinnanför ett lager osmältbart pektinslem, som kan tänkas skydda fröet mot matsmältningsvätskorna. Att, som Tubeuf gör, frånkänna bären varje som helst näringsvärde, torde vara att tillskriva de konsumerande fåglarna alltför stor enfald.

Ett ämne, som i detta sammanhang möjligen kan ha något intresse, är askorbinsyra, vitamin C. På våren 1951 titrerade jag extrakt av bären med diklorfenolindofenol, det s.k. Tillmans reagens (Lunde 1940), och överraskades då av att finna en anmärkningsvärt hög koncentration av detta åtminstone för människan viktiga vitamin. Vid upprepade analyser i januari erhölls i medeltal 0,85 % av färskvikten. Intressant nog gav bär insamlade i maj, som sålunda suttit på misteln nära ett helt år, fortfarande samma höga medeltal. En analys 1954 gav 0,70 %. En av professor E. Brunius vid Statens institut för folkhälsan år 1961 välvilligt ombesörjd kontrollanalys, som så sent som i början av juli företogs på ännu fräscha fjolårsbär, gav 0,63 %. Det är ju känt, att åtminstone skördade vegetabilier blir fattigare på C-vitamin fram på våren. Men det är uppenbart, att detta ämnes hållbarhet i mistelbären är god, så länge dessas hud förblir intakt.

Vid den sistnämnda analysen tillämpades följande metod: Bären extraherades med stark metafosforsyra under rivning med ren sand i mortel. I det centrifugerade extraktet bestämdes askorbinsyra fotoelektriskt i huvudsak enligt Bessey 1938 med formaldehydkorrektion för ospecifik reduktion i huvudsak enligt Lugg 1942.

Mistelbärens askorbinsyrehalt är i själva verket exceptionellt hög. På basis av ovannämnda analyser kan ett medelvärde av 0,7 %, räknat på bärens färskvikt, angivas. Som jämförelse

Fig. 11. På kvisten t.v. en fastklistrad exkrementsnodd med mistelfrön, på grenen t.h. fyraåriga mistelplantor, som grott ut från en sådan snodd. L. Hällegrund, Irsta, mars 1949.

kan nämnas, att nypon, den frukt, som i vårt land ansetts vara rikast på denna substans, i medeltal uppges innehålla 0,4%, och den också som C-vitaminrik ansedda apelsinen endast 0,05%.

Det är påfallande men föga beaktat, att ett antal fågelspridda frukter har en särskilt hög halt av askorbinsyra. Detta gäller, förutom nypon och mistelbär, t. ex. havtorn med 0,64%, svarta vinbär och berberis med 0,15%, hjortron med 0,08%. Det är tänkbart, att smaken av askorbinsyra kan verka attraktiv på fåglarna, ehuru den knappast kan uppfattas av människotungan vid sidan av en annan, söt smak. Något fysiologiskt behov hos fåglarna lär askorbinsyran knappast tillgodose, eftersom de själva tillverkar ämnet i levern (Lehnartz 1952).

Om mistelbärens näringsvärde kunnat ifrågasättas, förefaller de inte heller åtnjuta alltför stor popularitet bland de bärätande fåglarna. Medan rönnbären oftast snabbt äts upp av dessa, sedan frost och snö stängt andra fourageringsmöjligheter, sitter mistelbär ofta kvar långt fram på sommaren. På fristående eller på annat sätt exponerade mistelbärande träd är i regel alla bär avätna fram på våren. Men inne i skogen förblir varje år massor av bär kvar orörda, på många träd kanske de flesta. Ja, ända in i juli kan de lysa i pärlvit glans vid sidan av de små gröna, nysatta bären. Jämte enen torde misteln vara den enda växt i Sverige, som samtidigt på sina grenar har två årsgenerationer friska bär. Under vintern 1956–57 hade rik rönnbärstillgång lockat fram en betydande invasion av bärätande fåglar, som också talrikt besökte mistlarna. Men likväl bar dessa ännu fram i mars massor av bär, medan rönnar och olvonbuskar redan för länge sedan hade berövats sina sista.

Som redan nämnts tar mistelfröet ingen skada av passagen genom fåglarnas matsmältningsapparat. Men det är å andra sidan inte så, som en gång Plinius (23–79 e. Kr.) trodde (Detlefsen 1866–1882), och som många alltjämt tror, att passagen genom fågeltarmarna är nödvändig för fröets grobarhet. Denna transport sker mycket snabbt. Hos trastar behöver passagen från näbb till analöppning inte ta längre tid än 30 min. (Kerner v. Marilaun 1891), och sidensvansar har uppnått rekordnoteringen 7 min. (Tubeuf 1923) samt svensk notering 25 min. (Ehrenroth 1961). Denna fortfärdighet får en viktig spridningsbiologisk effekt. De flesta mistelfröna kommer nämligen att sås på ungefär samma ställe, där de en gång alstrades, i samma eller intilliggande träd. Härtill bidrar också, att åtminstone sidensvansflockarna kan hålla sig kvar timvis i samma träd syssel-

Fig. 12. Exkrementsnodd av björktrast (*Turdus pilaris*). Fröna sitter upphängda i viscintråden. Den handtagsliknande böjningen på grenen (*Tilia*) kan vara en hypertrofi framkallad av *Viscum*. Saxgarn, Ryttern, mars 1952.

satta med att ömsom äta bär, ömsom dricka smältvatten på marken och ömsom vila sig och exkremera i bärträdet eller i lämpliga angränsande sitt-träd. Möjligheten till spridning av fröna på längre distanser blir härigenom starkt begränsad.

Det klibbiga bärslemmet i exkrementerna ger dessa en högst egendomlig prägel. De får utseendet av långa, smala slemsträngar med fröna på tämligen jämna avstånd mellan varandra, uppradade som pärlorna i ett halsband (fig. 12). Man kan se dem på trädens grenar, ibland som rakt nedhängande, ibland som utmed stammen fastklistrade trådar. Mistelrika trädtoppar kan åtminstone under vintern ibland vara så rikt dekorerade med sådana trådar, att de ger en svag association av glitterklädd julgran. Jag har också ibland sett den dråpliga synen av snöskator, som när de blivit skrämda flugit upp med en flera decimeter lång exkrementsnodd hängande som ett streck rakt bakåt.

18. Fåglar, som motverkar mistelns spridning, och andra skadegörare.

De mistelhaltiga exkrementerna fastnar mycket lätt på grenarna, men mycket av dem spolas bort av regnet, innan klistret hunnit torka. Här kommer dessutom fåglarna ännu en gång in i sammanhanget, nu som en för mistelns spridning hinderlig faktor. Åtskilliga småfågelarter såsom nötväckan och framför allt mesar är kända för att leta rätt på och äta upp de fastklistrade mistelfröna (Guérin 1892). Jag har i synnerhet lagt märke till, hur blåmesen (*Parus caeruleus*) här gör avsevärda insatser till nytta för värdträdet ehuru till men för mistelns fortplantning. I april 1960 granskade jag systematiskt grenarna på mitt speciella klätterträd, en hägg vid Tidö med ett femtiotal mistlar. Detta träd hade en månad tidigare varit rikligt dekorerat med mistelförande exkrementtrådar, men av denna sådd fanns nu inte mycket kvar: två felfria frön samt ett antal urätna, ännu fastklistrade fröskal. Vid samma tid besiktigade jag traktens enda mistelbärande alm, som alltjämt var ymnigt insnärjd i exkrementtrådar och sålunda ännu hade undgått småfåglarnas intresse, kanske därför att den inte haft något annat matnyttigt att locka dem med. Småfåglarnas på detta sätt inriktade verksamhet får man betrakta som en visserligen ojämnt verkande men likväl betydelsefull faktor, som ibland helt bör kunna hindra mistelns förökning.

En annan för misteln skadlig verksamhet, som jag ofta kunnat bevittna, är när fåglar, särskilt på vissa isolerade träd, formligen kaläter mistlarna på deras blad. Vilken eller vilka fågelarter, som utfört detta, har jag inte lyckats fastställa; Tubeuf nämner sidensvansen. Däremot har jag sett, hur den större hackspetten systematiskt skalat av ytterhöljet av mistelgrenar och på så sätt preparerat fram

deras benvita inre. Skadan av dessa ingrepp blir inte så stor i de många fall, då adventivskott ersätter. Växtätande däggdjur såsom harar, rådjur och hjortar äter också gärna mistel i de sällsynta fall, när de kommer åt.

Mycket få skadegörare besvärar misteln utom de ovannämnda fåglarna. Bladen ser nästan alltid friska ut, vilket visar, att svamp-angrepp också är sällsynta. Ett visst skydd utgör väl bladens läderartade beskaffenhet men kanske också vissa kemiska substanser, som man lyckats isolera ur växten. Viscotoxin är sålunda ett på människan blodtrycksnedsättande ämne, som laborator Gunnar Samuelsson (1958, 1959, 1961) undersökt från farmakologisk synpunkt. Denne och Pora, Pop, Rosca och Radu (1957) har påvisat dess toxicitet. Efter injektion av ganska små mängder har hundar och möss dött. Sistnämnda forskargrupp har också funnit olika toxicitet hos mistlar från olika värdväxter.

19. Fåglarna och mistelns lokala utbredning.

Mistelns utbredning inom undersökningsområdet beror i första rummet på de fåglar, som äter dess bär. Det är deras vanor, som blir utslagsgivande för spridningens omfattning och riktning. Detta samband kan man ej ta miste på. Fristående skogsramper såsom Tidölandets och Barkarö-traktens gärdesbackar och ändmoräner, vidare skogsbryn och alléer samt framför allt åslika uddar och holmar, där träden klättrar uppför en mer eller mindre brant amfiteater, är ställen, där fåglarna gärna slår sig ned. Det är också där mistlarna står att finna. Av amfiteatertyp är alla de förnämsta mistelställena såsom Aggaröns nordostudde, Björnöns sydudde och dess västsidas branta stup mot Mälaren mellan Rågsäcken och St. Skärplingen, den sockertoppsformade Högholmen, som jämförd med det angränsande flacka Högholmsskär har en påfallande mistelrikedom, vidare Strömskär, Askholmen på Tidö-Lindö, Saxgarn och Kalvholmen samt västsluttningen på fornborgsberget vid Tidö med dess branta stup. Det måste dock framhållas, att en bidragande orsak till att misteln kommit att växa just på denna typ av lokaler, grusryggar, stenrammel och bergstup, är att linden, den viktigaste mistelvärden, trivs där. Dessa ståndorter har en viss sydbergsverkan, som linden uppskattar, och så länge betning allmänt förekom, var de på grund av sin otillgänglighet minst utsatta för skador av denna. Därför utgör de också ännu i våra dagar lindens vanligaste tillhåll i denna trakt.

Eftersom mistlarna av fåglar sätts på sådana här lätt överskådbara platser och ofta högt uppe i trädkronorna, är de i allmänhet lätta att upptäcka. Detta har varit en viktig orsak till att den i föreliggande uppsats redovisade mistelinventeringen kunnat göras relativt fullständig.

Mistelns frånvaro på en del öar inom det undersökta området kan i allmänhet förklaras med att de rätta värdträden saknas eller är fåtaliga. Detta gäller bl.a. Hästholmarna, Ängsö, Tallskär, Trossön och Nyckelön, på vilka misteln förekommer på sin höjd enstaka. Jag saknar material för att kunna bedöma, om den stora luckan mellan mistlarna i Tidöområdet och i Kungsörsområdet kan ha att göra med bristande aktivitet från fåglarnas sida.

20. Hur långt sprids misteln av fåglarna?

På basis av erfarenheterna från mitt undersökningsområde skall fåglarnas räckvidd vid fröspridningen nu diskuteras. Få växter ägnar sig i vårt land bättre för en sådan testning än misteln, som lätt upptäcks, lätt känns igen och då ofta rapporteras samt dessutom endast har ett par större förekomster. Man kunde vänta sig, att de stora och lättrörliga fågelflockarna skulle uträtta märkliga ting i fråga om långdistansspridning. Men i själva verket är det flera omständigheter, som i hög grad begränsar resultatet av deras ansträngningar. Som redan nämnts, lämnar fåglarna snabbt ifrån sig fröna av de inmundigade bären, varför det redan av detta skäl sällan kan bli någon spridning på längre distans. Fåglarna har liten aktionsradie. Också diecin måste verka försvårande: det räcker inte med att en mistel uppträder som pionjär på en ny lokal, det måste åtminstone vara en han- och en honmistel, för att beståndet skall bli fortplantningsdugligt. Möjligheten för de båda könen att sammanträffa på den nya lokalen minskas ytterligare av att det finns nära tre gånger så många hon- som hanmistlar. Därom mer sedan. Att de flesta mistelbestånden i periferin av Västmanlandsförekomsten är sterila, på grund av att de endast innehåller individ av ett kön, syns på kartan (fig. 2). Någon ersättning för alla de uppräknade svårigheterna ger det förhållandet, att mistelns »frön» kan innehålla 2 embryoner, vilka stundom båda kan utveckla sig, och de kan vara av olika kön. I själva verket ser det emellertid ut som om de vanligtvis tämligen enstaka växande rönnar, aplar, häggar, sälgar m.fl. trädslag, som förekommer på fastlandet i periferin av utbredningsområdet, inte får

befinna sig på mer än några kilometers avstånd från ett mistelcentrum, vanligen ett större lindbestånd med mistel, för att ha någon väsentlig möjlighet att bli infekterade.

Iakttagelser från andra håll kan stödja detta påstående. Vid mistelkolonin på Berga i Småland, som under detta århundrade vuxit sig stor, har 6 dotterförekomster på senare år iakttagits. Samtliga befann sig på 3–4 km avstånd (godsägare Yngve Jeansson 1961, se s. 522). Och Heintze (1916), som sammanfattade sina och andras iakttagelser över fröspridning med trastar och sidensvansar, kände inte något fall, där längre spridning än 200–300 m kunde fastställas.

Om spridning i den närmaste omgivningen redan den tycks hålla sig inom mycket snäva gränser, måste möjligheterna till fjärrspridning vara mycket små. Här kan man visserligen ta fram eventualiteten av epizoisk spridning. Ett bär, ett frö eller en exkrementsnodd skulle kunna fastna i fjäderdräkten. Men fåglarna är som bekant mycket renliga av sig. Till svårigheterna vid närspridning kan nu ytterligare ett hinder komma. Även om mistlar av båda könen slagit rot på en ny lokal, är det inte säkert, att det nya beståndet blir fortplantningsdugligt. Därtill förutsättes nämligen ännu en gång fåglarnas medverkan. Gandil (1950) omtalar, att det i Knuthenborgs park i Danmark såddes 10 000 mistelfrön, som 10 år senare givit upphov till många frodiga och bärproducerande mistlar. Det föreföll emellertid som om fåglarna i trakten inte hade fått smak för bären. Insekterna hade gjort sin plikt, men fåglarna svek. Om detta fortplantningshinder vid nykolonisation är mer än en tillfällighet, är svårt att veta.

För fjärrspridning tycks hindren sålunda vara många och svårövervinneliga. Och ser man närmare efter, går det, mig veterligt, i Sverige inte att peka på mer än ett enda fall, där sådan möjligtvis kan misstänkas. Det gäller en enstaka mistel på en inplanterad björk nära Lund (Gertz 1944). Man kan här förmoda infektion från närbelägna kulturmistlar eller medverkan av människor vid sådden. Beträffande de två nordligaste enstaka mistlarna i Västmanland, i Björksta och Husby-Sjutolft, belägna på 10–15 km avstånd från närmaste större mistelförekomst, finns det likaså skäl att ifrågasätta deras spontana ditkomst. Något odiskutabelt fall av fjärrspridning av mistel i Sverige är sålunda inte känt. Denna oväntat klena effekt av fåglarnas fröspridning utesluter emellertid inte, att misteln vid enstaka tillfällen i forntid och nutid kan ha blivit fjärr-

spridd av fåglar. Men därifrån till etablering av ett fortplantningsdugligt bestånd på en ny lokal är steget långt, mycket långt på grund av mistelns dieci och andra ovan berörda svårigheter.

21. Till frågan om mistelbärens hållbarhet och groning.

Den 9 juli 1961 fanns det fortfarande gott om fjolårets mistelbär på Björnöns lindar. De var vita, fasta och friska. En del bär hade fallit ned på marken, också de övervägande väl bibehållna. Wangerin (1937) nämner i sin översikt, att friska bär funnits ännu i slutet av maj och i juni, men jag har inte sett någon uppgift på att mistelbär funnits så sent som mitt i juli månad. Här i Sverige torde detta emellertid inte vara ovanligt. I själva verket påträffades ännu den 1 augusti 1961 en del kvarsittande, välbehållna bär. Det tycks som om bärens spontana lossnande här skedde senare än i sydligare länder. Detsamma gäller bladfällningen och sannolikt också pollenutvecklingen (s. 502). Detta kan sammanhänga med att livsprocesserna också kommer senare igång på våren. Man kan fråga sig, vad det är som gör det möjligt för bären att hålla sig friska så länge. Många av dem var dock mogna redan i slutet på förra hösten. Utan tvivel spelar fruktskalet en avgörande roll. Men kan möjligen den mycket höga halten av askorbinsyra eller eventuellt andra ämnen också ha någon betydelse? Det har redan framhållits, att misteln över huvud taget i mycket liten utsträckning besväras av olika slags skadegörare!

Mistelbäret är som bekant egentligen en skenfrukt och mistelfröet ett skenfrö, vars yttre hölje utgöres av fruktskalets inre, förvedade lager. Därinnanför finner man 1–3 embryoner, som utvecklats från olika embryosäckar. Det är alltså frågan om falsk polyembryoni.

Av de på marken nedfallna bären hade 93 % börjat att gro. Något slags retning från ett värdträds bark är sålunda inte nödvändig. Men de vid groningen bildade hypokotylerna förmår inte tränga genom bärens skal. I stället uppkommer det ofta på den plats, där hypokotylen trycker på, en spetsig upphöjning, som ser lustig ut. Förutsättningen för att groningen av ett mistelbär skall kunna leda till resultat är i alla händelser, att bärhuden genom ingrepp utifrån avlägsnas eller åtminstone genombrytes. Denna egenskap kräver sålunda medverkan från fåglar eller andra djur. Detta är ju en under normala omständigheter alldeles orimlig egenskap, som blivit realiserbar endast tack vare mistelns exklusiva livsbetingelser.

Det har visat sig, att den relativa förekomsten av 1, 2 eller 3 em-

Tabell VI. Antal embryoner i mistlarnas bär.

Värdträd	Antal bär	Procent med		
		1 embr.	2 embr.	3 embr.
Lövträdsmisteln:				
I lind (1), Björnön, Sverige . . .	143	31	64	5
» » (2), » » . . .	79	29	61	10
» » (3), » » . . .	28	36	57	7
Ovanstående sammanlagt . . .	250	31	63	6
Äppelträd, Frankrike (Guérin) .	100	31	63	6
» , England (Horne) . .	27	26	70	4
Lönn, Tyskland (Kronfeld) . .	44	25	68	7
Poppel, » » . .	100	55	42	3
Tallmisteln, Tyskl. (Heinricher)	631	83	17	—
Ädelgransm., » »	242	86	14	—

bryoner i bären är rasskiljande. Medan såväl tall- som ädelgransmisteln saknar bär med 3 embryoner och har relativt få med 2, förekommer hos lövträdsmisteln regelbundet några bär med 3 embryoner, och 2 embryoner är mycket vanligare än 1.

Jag har jämfört svenska mistlars embryoantal med utländska i tabell VI. Uppgifterna om de senare är hämtade från Wangerin (1937 s. 1046), av vars omfattande material dock de från Tubeuf citerade siffrorna måst kasseras. I stort sett tycks lövträdsmistlarna förhålla sig enhetligt med undantag av en serie, där de vuxit i poppel. Det får här lämnas öppet, huruvida barrträdsmistlarnas särdrag beror på äkta arv eller på ett slags pseudoarv, som egentligen härrör från modifikativ påverkan från den värdväxtart, till vilken ifrågavarande mistelras är fast bunden.

När jag räknade antalet embryoner i mitt svenska material, tillvaratogs två frön med vartdera fyra embryoner, en variant, som iakttagits endast ytterst få gånger tidigare (Wangerin s. 1045).

22. Förökning genom adventivskott.

Förmågan att bilda adventivskott är för misteln av stor betydelse. Här uppe i Norden vid köldgränsen torde den ha varit en nödvändig förutsättning för att denna växt skulle kunna leva kvar under årtusenden utan att utrotas av enstaka eller serier av svåra köldvintrar.

Misteln verkar mer ömtålig än vad den är, därför att dess synliga delar så ofta tar skada av långvarig köld och torka, men i många fall lever den kvar innanför värdväxtens bark, varifrån den kan skjuta nya skott. (Jfr WANGERIN s. 1036.)

Som bekant skickar misteln in en sugapparat, ett s. k. haustorium, i värdväxtens stam. Det börjar med en tappformad s. k. primär sänkrot, som så småningom via barken tränger in till veden, där dess kärl träder i förbindelse med värdväxtens ved. Sedan utvecklas från mistelns bas s. k. barkrötter, som inne i värdstammens bark sträcker ut sig i längsriktningen. Barkrötterna skickar i sin ordning ut sekundära sänkrötter i veden. Barkrötterna har betraktats både som rötter och som utlöpare från stammen. Vid olika slag av skador på misteln kan adventivskott utbildas från barkrötterna. TUBEUF m. fl. har klarlagt dessa frågor. På mitt stora material har jag ofta haft anledning att intressera mig för bildning av adventivskott och skall nu delge några iakttagelser.

Skär man av en mistelbärande stam, kan det från barkrötterna uppstå adventivskott. I länder, där man av ekonomiska skäl måste bekämpa misteln som en skadegörare, har man den erfarenheten, att det inte räcker med att skära av den synliga misteln. Då kan den skjuta adventivskott och återkomma mångfaldigad, alldeles som en hydra. Detsamma händer ofta, om man här skördar mistel, vare sig man sågar av denna eller den grendel, varpå den sitter. Den på detta sätt åstadkomna föryngringen förklarar, att man på Tidö-Lindö (enl. skogvaktare HELMER ANDERSSON) i ett och samma träd under flera år i följd kunnat skörda ända upp till 100 kg mistel. På några ställen bedrives ganska stor avverkning av mistel för julmarknaden, vilket nog inte behöver vara så upprörande som många naturskyddsvänner tänkt sig. Redan det skälet, att misteln f. n. i dessa trakter håller på att ta livet av många träd, som blivit alltför hårt angripna, kan göra en avverkning av måttlig omfattning försvarlig. Därtill kommer, att respektive skogsägare på så sätt kan få ett, om än obetydligt, ekonomiskt utbyte av sina annars improduktiva lindbestånd, vilket kan stimulera till att bevara dessa. Den inventering av mistelbestånden i Västmanland, som i stora drag redovisas i detta arbete, är avsedd att bl. a. kunna fungera som en hållhake på markägarna och ett visst skydd mot rovdrift. Det förtjänar upprepas, att misteln i Sverige i allmänhet är fridlyst enligt gamla naturskyddslagens § 11, som visserligen förbjuder allmänheten — men tillåter markägaren — att skörda mistel.

En mistel i en lind vid Hamre »frös bort» vintern 1941–42. Nya skott utvecklades emellertid ett par år senare längre ner på stammen från en barkrot. Detta var ett kontrollerbart exempel på vad som i mycket stor skala skedde efter köldvintrarna 1939–42. När mistlarna under dessa järnvintrar vid Berga i Småland for så illa, att det enligt Wiger (1943) skulle »dröja årtionden, kanske en mansålder, innan växten här ånyo når upp till den rika frekvens den hade i slutet av trettiotalet», såg det hotfullt ut. Men redan när jag 1949 besökte stället, fanns där många hundra mistlar, som säkert övervägande kommit till genom adventivskott. En stor del av Bergas som man trodde kölddödade mistlar hade sålunda »övervintrat» under barken på värdträdet.

På Tidö-Lindö fanns en lind med bara en mistel. Den topp, varpå denna satt, blåste ned. Tydligen hade här också funnits barkrötter från den gamla misteln, eftersom ett par år senare ett tjogtal mistlar sköt fram som adventivskott på den kvarstående delen av värdstammen. När fåglar ätit av bladen på ett mistelskott och detta dött, kan det likaså ersättas av adventivskott. Ett ytterligare fall är detta: när de synliga delarna av en gammal mistel vissnat bort, och man trott, att dess saga var all, kan det så småningom komma adventivskott, som bringar förnyelse. Ett skotts ålder kan man, som tidigare nämnts, beräkna av antalet ledstycken i stammen. Det äldsta skott, jag träffat på, var 27 år gammalt. Men om det från de kvarvarande delarna i värdträdets stam skjuter adventivskott, bör man givetvis kunna addera de döda skottens ålder till de nya skottens, eftersom båda slagen tillhör samma individ. Sveriges nordligaste av mig iakttagna mistel, den i Husby-Sjutolft, måste med detta beräkningssätt ha nått minst 40 års ålder. Under den varma sommaren 1955 torkade den bort men kom tillbaka i form av adventivskott. Vanligare är emellertid, att en mistels ålder begränsas av att grenen, på vilken den sitter, torkar bort och dör.

I gamla lindar utbildar misteln adventivskott förhållandevis lättare än i de flesta andra trädslag. Därför kan en enstaka mistel, trots att den på grund av diecin är oduglig till sexuell fortplantning, hålla sig vid liv många decennier i ett sådant gammalt träd, och en fyndort för den sällsynta parasiten kan, till floristernas förnöjelse, på detta vis bli konserverad. Så förhåller det sig exempelvis med mistlarna vid Ekön, Horsö och Björnö i östra Småland (Wiger 1945), som alla förnyas med adventivskott. I den ålderstigna mistellinden på Ekön hade man inte sett till mistelbär på åtminstone 40 år!

Att dessa mistlar kunnat leva kvar så länge beror också på att de utgår från själva huvudstammen. Detsamma gäller flera av mistlarna i S:t Anna (Wahlin 1951), som också tycks befinna sig i ett improduktivt tillstånd. Enligt tillgängliga uppgifter är — möjligen med något undantag — ingen av de här nämnda mistelförekomsterna fortplantningsduglig. Tyvärr torde dessa torftiga rester vara allt som finns kvar i detta land av spontan mistel, om man bortser från Mälar- och Bergamistlarna. Att de ännu lever, beror på att de kunnat förlänga sitt liv som adventivskott just i gamla lindar.

Man skulle måhända av denna utläggning kunna tro, att de flesta mistlar på ett träd skulle vara av vegetativt ursprung och att vegetativ fortplantning även under normala förhållanden skulle dominera. Att så inte är fallet, kan man avgöra dels genom okulär besiktning, dels genom följande övervägande. Alla mistlar, som uppkommit adventivt från utlöpare av en bestämd mistel, utgör tillsammans med denna ett individ och måste därför alla ha samma kön. Om nu vegetativ fortplantning vore dominerande, skulle mistlarna i ett träd mer eller mindre tydligt vara samlade i grupper av enbart han- eller enbart honmistlar, där inte de olika modermistlarnas rotsystem griper in i varandras områden. Men en sådan gruppering efter kön ser man endast sällan i verkligheten.

Som exempel på vegetativ förökning i stor skala meddelar Wangerin (1937 efter ett brev från H. Gross) om en massförökning av mistel på *Populus monilifera*. Detta träd, som 1919 hade angripits av mistel, bar 1931 130 mistlar, varav de flesta hade tillkommit under de sista 4–5 åren. Wangerin tycks föreställa sig, att denna snabbförökning huvudsakligen varit av vegetativ art. Tyvärr finns det ingen bild av denna poppel, men jag finner troligt, att den har en liknande fördelning av mistlarna som ett nästan parallellt fall av mistel på en *Populus trichocarpa*, s. k. jättepoppel, i Rudbecksparken i Västerås (fig. 13). 1952 bar denna 70 mistlar och 1959 inte mindre än 200. Mistlarna sitter åtskilda från varandra med varje stånd väl avgränsat och med tämligen jämna avstånd mellan varandra, fördelade på hundratals grenar av olika ordning, ofta bara en på varje gren. Det är en rent orimlig tanke, att dessa mistlar skulle härstamma från ett fåtal moderplantor, vilkas barkrötter skulle ha krumbuktat sig ut i den rikförgrenade poppelkronans alla delar. Det går också att visa, att inga barkrötter förbinder de olika mistlarna. Jag vill inte förneka, att misteln kan bilda adventivskott som en normal fortplantningsmetod utan den speciella stimulansen av skadegörelse på

Fig. 13. *Populus trichocarpa* i Rudbecksparken i Västerås, som 1952 bar 70 mistlar, hade 1959 200 stycken. April 1961.

moderplantan genom avhuggning, avbitning, avbrytning, utfrysning, uttorkning eller självdöd av moderplantans skott, men i motsats till Wangerin tror jag inte, att detta fortplantningssätt hos lövträdsmisteln kan ha någon större omfattning. På gamla lindar och popp-

lar torde många av de mistlar, som brukar bilda ett gytter uppe i kronan, vara anlagda som adventivskott, men där lär det inte ha rått brist på de olika sorters nekrotisk stimulans, på vilka nyss nämnts exempel, och därav följande omdirigering av tillväxt- och näringsämnen.

23. Könskvoten.

Misteln är tvåbyggare, dioik. I fält kan man skilja könen åt på olika sätt. Om sommaren, när blommorna är nyansatta, syns det på knopparnas form: rundare hos han- än honkön. Under resten av året har man också ledning av bären, som praktiskt taget aldrig slår fel och därefter, då dessa ätits, av märken, som de lämnat efter sig. Men ytterligare en skillnad lämnar god hjälp under senvinter och vår, och denna skillnad gäller färgen. Om vintern får mistlarnas grönska ett inslag av gult och detta särskilt på under föregående sommar solexponerade exemplar. Tubeuf har visat, att färgförändringen beror på att klorofyllfärgen mer eller mindre försvinner, varvid den gula färgen hos de genomskinliga cellväggarna i epidermis får möjlighet att göra sig gällande. Oftast är hanmistlarna mera gula än honmistlarna. Det är här alltså fråga om en könsbegränsad egenskap, som torde sammanhänga med skillnader i de båda könens ämnesomsättning. Liknande fysiologiska skillnader är kända från flera andra dioika växter. Olikheten i färg gäller i främsta rummet blommorna och partierna närmast under dessa men också blad och grenar i övrigt. Växer en han- och en honmistel bredvid varandra, så att de fått ungefär samma belysning, kan man åtminstone här uppe i Norden nästan alltid redan av deras färg bestämma könet. De intensivt gula mistlar, som man ibland får se denna årstid, och som — troligtvis på felaktiga grunder — antagits ha varit Virgula aurea, »den gyllene grenen», i den klassiska mytologin (Frazer 1925), är nästan alltid av hankön. Fram på försommaren restitueras klorofyllet och färgskillnaden försvinner.

Proportionen mellan antalet han- och honmistlar har jag ägnat åtskilligt intresse. Endast två rätt tillfälliga annotationer har jag påträffat i denna fråga. Loew (1890) fann en gång 4 hanmistlar på 40 honmistlar och Kirchner (1893) räknade vid ett tillfälle 60 honmistlar på 53 hanmistlar. Av dessa högst olika resultat är intet representativt för de faktiska förhållandena. Att ingen fastställt den i själva verket ganska konstanta könskvoten hos misteln, vittnar om hur föga denna växt gjorts till föremål för fältmässiga iakttagelser. Till en

början fick jag det intrycket, att proportionerna var jämnt $^3/_4$ honor på $^1/_4$ hanar. Detta såg ut som en monohybridklyvning av typen 3 : 1, en alldeles unik sorts nedärvning av könet, aldrig tidigare påträffad (och i själva verket ej realiserbar). Jag bemödade mig om att få ett stort material, vilket i praktiken var förenat med avsevärda svårigheter.

Detta blev resultatet: av totalt 1 958 granskade mistlar visade sig 28,4 % vara hankön och 71,6 % honkön, d.v.s. det går 40 hanindivid på 100 honindivid. Av Västeråstraktens 863 i detta avseende undersökta mistlar var 28,1 % hankön och av Kungsörstraktens 169 undersökta mistlar 28,4 % hankön. Dessa räkningar företogs under vintern. Under sommaren, då observationsförhållandena är mindre gynnsamma, gjordes liknande beräkningar på några lokaler utanför Västmanland med följande resultat: Ådö, Uppland, av 146 mistlar 20,3 % hanar; Berga, Småland, av 78 mistlar 24,4 % hanar; Karlsruhe, Tyskland, av 175 lövträdsmistlar 26 % hanar; Karlsruhe av 34 tallmistlar 32 % hanar. De avvikelser, som de sist anförda siffrorna visar i förhållande till de sinsemellan synnerligen väl överenstämmande siffrorna från Västmanland, kan bero på observationsfel och otillräckligt material. De flesta skildkönade växter har mera normal könskvot än misteln. Men vad som här främst utmärker denna kvot är dess konstans, dess så gott som fullständiga överensstämmelse inom olika delar av undersökningsområdet och den i alla händelser vittgående likheten också i andra delar av Sverige samt i Tyskland, inte bara beträffande lövträdsmisteln utan också beträffande tallmisteln. Denna påfallande konstans hos könskvoten, som ingalunda utmärker alla dioika växter, antyder, att det är en konstant faktorskombination, som styr könsfördelningen.

Vanligen bestämmes könsnedärvningen hos dioika växter liksom hos de flesta djur av den s.k. XX–XY-mekanismen. Då har man anledning att vänta sig könsfördelningen 1 : 1, vilken som bekant sedan kan förändras på olika sätt genom andra faktorers inverkan. Det finns intet fog för misstanken, att misteln som vissa andra växter har partiell hermafroditism, vilken kan leda till komplicerade och ofta skiftande talförhållanden. Aldrig har någon mellanform mellan de mycket olika han- och honblommorna iakttagits. Troligen är det här som hos många andra dioika organismer snarare frågan om en skillnad i vitalitet eller andra egenskaper hos antingen gameter eller zygoter tillhörande de olika könen. Man kan tänka sig en certation, d.v.s. en tävlan i någon form mellan könscellerna hos det heterozygota könet. Om det i stället skulle vara fråga om att zygoterna hade

olika vitalitet, skulle problemet möjligen kunna experimentellt angripas. Men den svårigheten inställer sig omedelbart: det är nästan omöjligt att av sådda mistelfrön få mer än en bråkdel att utvecklas till blommande individ. Det har uppgivits, att det skulle finnas en skillnad i halten av reducerande substans hos de olika könen av vissa dioika växter. Jag försökte på detta sätt bestämma embryonernas kön men kunde inte påvisa någon skillnad.

I mistelns skenfrukt (= bäret) finns ett skenfrö, som kan innehålla inte mindre än 7 embryosäckar. Endast en eller ett par av dessa utvecklas till groddar. Här finns en selektionsmöjlighet, hanembryonerna kan ha mindre livskraft. Det är också möjligt, att av de 1–3 embryoner, som kommer till utveckling, hanembryonerna i viss utsträckning konkurreras ut av honembryonerna. Men då skulle man vänta sig en från lövträdsmistlarna avvikande könskvot hos tallmistlarna, hos vilka ju ett mindre antal embryoner utvecklas än hos de förstnämnda (Correns 1928, Linskens 1956, 1958, Westergaard 1958).

Förutom gener i könskromosomerna kan också gener i autosomer delta i könsbestämningen.

Försöker man tillämpa tankegången, att könet här skulle vara polygent betingat, tycks det i alla händelser vara ganska omöjligt att finna någon genformel, som utan hjälp av selektiv vitalitet kan ge den iakttagna proportionen 40 han- på 100 honindivid.

Underrepresentationen av hanmistlar hindrar inte, att de flesta blommor brukar bli befruktade, åtminstone i större mistelbestånd. Men vid spridning till nya lokaler måste disproportionen mellan könen, som redan berörts, utgöra en viss nackdel.

Det har emellertid skämtsamt påpekats, vilken ekonomisk betydelse det måste ha för mistelskördare, att honmistlarna med de vackra vita bären, som är mycket mer lättsålda än hanmistlarna, också förekommer rikligast. Från växtartens sida bör ett ekonomiserande med hanarna väl också ha ett visst värde, eftersom dessa inte kan producera några frön. På s. 514 framföres dessutom en hypotes, att de honungsfattiga men väldoftande hanblommorna kan locka till sig de pollinerande flugorna endast genom en s.k. bluffreaktion, vid vilken det är av betydelse, att hanmistlarna är relativt fåtaliga.

24. Misteln — en av våra tidigaste vårblommor.

Mistelns blommor anläggs året före blomningen. De är i knoppstadiet helt oskyddade och har redan på högsommaren utvecklats

så långt, att man av deras form kan skilja könen åt. På sensommaren kan man ur hanblomman peta ut de taggiga pollenkornen. Genom färgning med orcein kan dessas mognadsprocess följas. Den 10 okt. 1950 påträffade jag med denna metod endast en cellkärna, den 29 okt. hade denna hos en del pollenkorn delats i en vegetativ och en generativ kärna och vid nästa undersökning, den 1 dec., var denna delning allmänt genomförd. Pollenkornet var moget. (Jfr DAHLGREN 1915 och PISEK 1923.)

Olika meningar har rått, om mistelns blomningstid är beroende av värdträdets årstidsrytm. Misteln är en vårblommande växt. E. STRASBURGER (enl. TUBEUF s. 381) trodde sig ha iakttagit, att den började sin livsverksamhet tidigare på tidigt uppvaknade träd, än på dem som är sena om våren. Jag delar emellertid TUBEUFS mening, att misteln med avseende på blomningstiden lever sitt liv oberoende av värdväxten. Blomningen börjar här lika tidigt på den vårtidiga hasseln som på den till synes ännu sovande linden. Som exempel kan nämnas, att den 9 april 1960 var ungefär hälften av hanmistlarnas blommor vid Rudö ordentligt utslagna på såväl hassel som vildapel, hägg och lind. Detta är onekligen anmärkningsvärt, eftersom enligt HÄRTEL (1937) misteln i sin vattenhushållning är höggradigt beroende av saftomloppet i värdväxten. En värmeperiod kan f. ö. redan i februari sätta i gång blomningen, vid en tidpunkt, då det oavsett värdträdets art borde råda stor vattendeficit i mistelns celler. Det är alltså chocken av flera dagars sammanhängande värme, som kommer blommorna att slå ut, åtminstone om denna värme kommer tidigt. Däremot är det dålig korrespondens mellan blomningsdata och vårens förlopp, så som man kan avläsa denna på temperaturkurvor av vanlig, generaliserad typ. I sådana kommer de ofta kortvariga värmeböljor, som initierar blomningen, inte alltid till synes.

Ja, misteln är en äkta vårblomma och en av de allra tidigaste hos oss. Detta är ett faktum, som i Sverige knappast tycks ha blivit mera allmänt beaktat (fig. 14). Liksom hos andra vårväxter varierar blomningsdata kraftigt från år till år. En värmeperiod på senvinter eller förvår kan få blommorna att börja öppna sig. Den 16 jan. 1961 tog jag in en kvist av en hanmistel, som placerades i vatten under en glaskupa intill en lampa, som hölls lysande under dagen. Två dygn senare kunde jag demonstrera kvisten inför Växtbiologiska seminariet i Uppsala med blommorna fullt utslagna och med karakteristisk doft! HORNE (1916) såg ett år öppna mistelblommor i England redan i slutet av januari, och jag har varit med om att knopparna

Fig. 14. Snart skall misteln blomma. Fotot togs den 5 mars 1950, och redan den 23 samma månad hade hanblommorna öppnat sig. Linden t.v. bär spår av hamling. — Saxgarn, Ryttern.

börjat slå ut redan den 18 februari i Sverige. Blomningen pågår under flera veckor, men när man anger data för blomningstid, syftar man i första rummet på dess begynnelse. Iakttagelser gjorda under åren 1949–1960 ger som ungefärligt genomsnitt för blomningstidens början mitten av april, och april borde för en så avgränsad period betecknas som mistelns blomningsmånad. Så gott som alla svenska floror uppger dock maj. Det gör Wall (1852), Hartman (1879), Neuman (1901), Lindman (1926) och Ursing (1944). Krok & Almquist (1956) anger V. (–våren) och Lids (1944) norska flora juni. Endast Iveri (1877) västmanländska och Thedenii

(1871) uppländsk-sörmländska floror har av dem jag sett uppgiften april maj. Vadan denna avvikelse från data av ett slag, som annars brukar okritiskt lånas från flora till flora? Jo, troligtvis därför att dessa lokalflorors tre landskap tillhandahöll rikligt åskådningsmaterial om misteln. Det är sannolikt, att tidsangivelsen april–maj var alldeles adekvat under mitten av 1800-talet, då dessa floror tillkom. Sedan dess har det inträffat, som vi kallar klimatförbättringen. Den exakta inverkan av denna på mistelns blomningstid torde vara omöjlig att beräkna, men den kan mycket väl ha inneburit en framskjutning på 10 dagar eller mera. Erkamo (1956) uppger att i Finland björkens lövsprickning från 1861–70 till 1931–40 blivit nära 2 veckor tidigare, vilket må tjäna till jämförelse.

Att uppge maj som blomningsmånad för misteln, en växt, som ofta uppträder med öppnade blommor strax efter hassel och blåsippa, medan sjön ligger frusen och marken tjälad, ger en fullständigt felaktig uppfattning om denna växts förhållanden. April är mistelns blomningsmånad, men vill man ta hänsyn till blomningens långvarighet, kan man i överensstämmelse med Iverus och Thedenius uppge 4–5 (april–maj). Efterföljande fältanteckningar torde övertyga om att min åsikt har fog för sig. Den sekulära klimatförbättringen kan kanske också motivera översyn av fenologiska uppgifter för en del andra växtarter.

25. Några fenologiska anteckningar.

1949 började mistelblommorna öppna sig redan den 22 februari, därtill föranledda av en värmeperiod. I början av mars var det kallare, men den 23 mars, då hasseln rök, hade mistelblommorna öppnat sig, i honblommorna glänste nektar, bin surrade kring dem och små flugor dök också upp på arenan. Den 25 mars var blomningen i full gång. Den 4 april började isen bryta upp på Asköfjärden i Mälaren, den 8 april var de flesta hanblommorna utblommade, den 25 april hade honblommorna fortfarande svag doft. Den 22 maj hade frukterna börjat svälla.

1950 var honblommorna utslagna den 26 mars, medan hanblommorna var på väg därmed; ännu ingen doft, inga insekter. Hasseln rök. Den 14 april: talrika flugor, större och mindre; honblommor fyllda till brädden med nektar, hanblommorna rätt pollenfattiga. Den 15 april kl. 14 fanns många flugor i blommorna, men kl. 16–17 inte ett liv.

1951 bröt isen upp den 8 april på Mälaren, hanmistelblomman hade öppnat en springa, hasseln var ej fullt i blom. Senare delen av april blev kall. Den 12 maj hade blomningen tydligen pågått en tid, små flugor flög kring. (Blomningen torde ha börjat senast 1 maj.) Den 18 maj var misteln utblom-

mad efter att ha haft ett par varma dagar. Den 3 juni var nya blad och frukter utvecklade.

1952. Den 7 april var det varmt väder men blomknopparna ännu oöppnade. Den 10 april: hasseln ryker, Mälaren har sköljt. Han- och honmistlar utslagna, de förra vittjades av bin, blåsippan blommar i sydlägen. Den 11 april: kallare, inga insekter syntes. Den 15 april: blåsippor allmänt i blom. Den 11 maj: misteln helt utblommad, ansats till frukter, 7 mm långa nya blad.

1953. Hasseln blommade den 25 mars och mistelblommorna började öppna sig.

1954. Den 11 april hade blåsippan just börjat slå ut, men ännu inte hasseln. Den 13 april blommade misteln både på den alldeles nyss vaknade hasseln och den ännu sovande linden. (Jämför med Strasburgers här citerade uppfattning, att misteln är beroende av värdväxtens rytm i sin utveckling!) Blåsipporna blommade och hasseln rök.

1955–1956 hade kalla vårar med blomning tidigast i slutet av april eller början av maj. Inga bevarade anteckningar.

1957. Misteln hade börjat att blomma den 4 april. Sedan avbrott på grund av kyla. Allmän blomning först i slutet på månaden.

1958. Trots en osedvanligt kall och sen vår blommade misteln för fullt den 30 april, och pollenet hade i stor utsträckning redan försvunnit. (Blomningen kan ha börjat någon vecka tidigare.) Också honblommorna var utslagna. Flera bin surrade, som vanligt endast i hanblommorna. Denna dag var den första varma för året, dessförinnan soliga men kalla dagar och regelbunden nattfrost.

1959. Den 27 mars: hanblommorna hade öppnat sig och doftade, hasseln rök och blåsipporna hade just börjat att blomma. Ännu rikligt med kvarsittande gamla bär. Utvecklingen hölls därefter tillbaka på grund av kallare väderlek.

1960. Den 2 april efter en tids soligt men kallt väder började enstaka hanmistlar så smått öppna sig. Flugor tycktes med förkärlek uppehålla sig på mistlarna, fast dessa ännu inte avgav en för människonäsan märkbar doft. Kanske det var den ovanligt utpräglat gula färgen på mistlarna som drog. Den 9 april: cirka hälften av hanmistlarnas blommor fullständigt öppnade jämte enstaka honmistlars. Fortfarande soligt men kallt. De öppnade blommorna har uthärdat 8° nattfrost utan att ta märkbar skada. Blomningen var detta år avslutad och pollenkamrarna tömda före april månads utgång. Mistelns blommor slog denna gång ut före hassel- och blåsippsblommorna. Förutom flugor av olika slag och storlek hade mycket bin och stora humlor varit synliga, ävensom massor av dipterer av endast ett par mm storlek. Alla visade intresse för mistelblommorna, humlorna dock liksom bina endast för hanblommorna. Den 19 april: fortfarande nektar i somliga honblommor, men pollenet slut.

1961. En mycket tidig och lång vår. Redan 18 februari började hanblommorna öppna sig (också i Bergianska trädgården!). Den 2 mars: hasseln rök. Den 8 mars var alla mistelblommor utslagna. Den 16 mars rådde det sommarvärme på Tidö och i mistelhäggen surrade många bin. Märkligt nog besöktes också honblommorna av dessa. Under två minuters tid besöktes en

bestämd honmistel av minst 10 bin, som dock föreföll att bära sig fumligt åt, satt på bladen och berörde blommorna utifrån. Angående förklaringen till detta aldrig förr beskrivna beteende se s. 512. Mycket små flugor kom också. Nu var de flesta hanblommorna tömda på pollen. Sälgen hade ännu inte slagit ut, varför det måste ha varit ont om mat åt bina.

Tubeuf uppger, att misteln i Sydtyskland blommar samtidigt med hassel, sälg, klibbal och snödroppe. Blomningen börjar i hans hemland alltefter ståndortens temperaturförhållanden, i mitten på februari till början av mars eller senare. Heinricher anger, att den huvudsakliga blomningen i Innsbruck, Österrike, vanligen inträffar i mars.

26. Pollinationen.

Mistelns pollinationsförhållanden har varit mycket omtvistade, och påstående har stått mot påstående i nära nog varenda fråga. Till det mest groteska hör, förutom Lindmans (1890) beskrivning av misteln som monoik, Englers (enl. Loew 1890) uppgift, att dess pollination sker på hösten med vinden, befruktningen påföljande vår och mognaden först detta års höst. Den enda »mistelbuske» som Lindman hade tillfälle att undersöka bar särskilda grenar med enbart hanblommor och andra med enbart honblommor. Han måste ha haft den fabulösa oturen att få sig tillskickad den inte alltför vanliga slags dubbelmistel, som kan uppkomma, om två embryoner i samma bär kommer till utveckling eller två bär gror intill varandra. Englers misstag blev givetvis rättat i senare upplagor, fast alltjämt sprids denna legend i handböcker, såsom Brouwer & Stählin (1955). Men även mistelforskningens båda stora män, Heinricher och Tubeuf, har framfört besynnerliga åsikter i dessa frågor.

Kölreuter (1763), den förste som insåg insekternas roll vid växternas befruktning, var också den förste i en lång rad av forskare, som uppgav sig ha sett nektar i mistelns blommor och i dem kunnat iaktta insekter på besök. I motsats till denna uppfattning blev Heinricher (1919, 1920) en med åren alltmer övertygad anhängare av att vindpollinationen spelade en viktig roll, ty han hade kommit till den uppfattningen, att mistlarna endast sällan besöktes av insekter och att de saknade de flesta för insektsblommor utmärkande attributen, först och främst nektarier. Alla forskare, som vittnat om nektaravsöndring hos misteln, hade enligt honom fallit offer för en villfarelse eller i bästa fall sett någon sorts pseudonektar, dagg eller dylikt.

Den som mest vederhäftigt undersökt denna fråga är Pohl (1931). Vid inomhusförsök, där daggbildning kunde uteslutas, iakttog denne tydligt nektaravsöndring, men, märk väl, endast i honblommorna. Jag har gjort om dessa försök på följande sätt: mistelkvistar sattes i vatten under en glaskupa och ställdes i solen eller under en värmande lampa. I så gott som varje honblomma bildades en stor nektardroppe, som sköt upp mellan perigonspetsarna. I likhet med Tubeuf och Pohl men i motsats till flera andra auktoriteter har jag — tills nyligen — inte kunnat finna den minsta ansats till nektarbildning i hanblommorna, trots att försöksanordningarna garanterade optimala betingelser för nektarproduktion, trots att blommorna här var skyddade mot insekter, som annars kunnat obemärkt ha fört bort den söta vätskan, och trots att försöken upprepades under blommans olika utvecklingsstadier.

Emellertid har jag denna vår, år 1961, fått i mina händer ett utomordentligt redskap, med vars hjälp min tidigare uppfattning kunnat revideras. Det är ett nytt reagens på glykos, vilket ämne brukar utgöra en viktig beståndsdel i nektarn. Det är närmare bestämt ett reagenspapper vid namn Clinistix, som i första rummet är avsett för urinundersökningar. Eftersom det måhända kan ha en viss användbarhet även i annat biologiskt arbete, skall det med några ord presenteras.

Clinistix, som tillverkas av den engelska firman Ames Company Inc. och saluföres på svenska apotek, är ett med tre olika substanser indränkt reagenspapper. Dessa är glykosoxidas (GOD), peroxidas (POD), och den färglösa vätedonatorn ortotolidin (DH_2), som kan oxideras till blått D. Reaktionerna förlöper enligt formlerna nedan:

$$1)\ \text{glykos} + H_2O + O_2 \xrightarrow{\text{GOD}} \text{glukonsyra} + H_2O_2$$

$$2)\ H_2O_2 + DH_2 \xrightarrow{\text{POD}} 2H_2O + D$$

Eftersom denna reaktion är bunden till enzymet glykosoxidas, är den absolut specifik för glykos. Clinistix skiljer sig därigenom fördelaktigt från Fehlings lösning och andra reagentia, som bygger på glykosens egenskap av reduktionsmedel, vilken detta ämne ju har gemensam med många andra.

Då jag skulle undersöka blommor med Clinistix, klippte jag sönder papperet i tillräckligt fina strimlor för att de skulle kunna gå att anbringa inuti blomman på det ställe, där nektarn kunde misstänkas

förekomma. Senast efter en minut visar blåfärgning av reagenspapperet om glykos förekommer. Blommor, som bevisligen innehöll nektar, prövades och gav alltid positivt resultat, och blommor, som inte ansågs innehålla nektar, gav i regel negativt resultat. Jämförd med Fehlings lösning är Clinistixmetoden mycket mera bekväm och avsevärt mera känslig. Den duger emellertid inte för kvantitativa bestämningar.

Jag vill livligt rekommendera att använda Clinistix vid blombiologiska demonstrationer, åtminstone på skolstadiet. Överhuvud taget bör metoden på grund av sin enkelhet kunna få ett visst värde vid fältbiologiska arbeten.

Mistelblommor undersöktes flera gånger, sist så sent som den 10 april 1961. Trots att blomningen då pågått mer än en månad, kom det snart fram söta, blanka nektardroppar, då honblommorna på förut beskrivet sätt värmts upp under glas av en elektrisk lampa. Med denna nektar blev Clinistix snabbt blå. Som vanligt kunde man i på samma sätt behandlade hanblommor inte se någon nektar. Men vid beröring med blombottnen fick den allra nedersta spetsen av Clinistixpapperet i 4 fall av 10 en mer eller mindre tydligt blå färg. Och då man i förväg med vatten fuktade detta reagenspapper, inträdde blåfärgning i 10 av 12 fall. Detta relativt bättre resultat måste ha berott på att nektarn hade torkat in i en del blommor och först måste upplösas.

Med dessa experiment får det anses definitivt fastslaget, att inte endast honmistlarnas blommor utan också hanmistlarnas innehåller nektar, ehuru i relativt obetydlig mängd.

Övergång till dieci innebär en viss reduktion av blommorna. Knoll (1956 s. 46) har framhållit betydelsen av att vid denna reduktion hos insektspollinerade växter förmågan att bilda nektar dock bevaras hos båda könen. Annars skulle pollinationen kunna äventyras. Sälgen uppfyller detta villkor väl, misteln vad hanblomman beträffar med ett nödrop och kanske egentligen alldeles otillräckligt.

Doften hos mistelblomman ansåg Lindman (1890) påminna om äppelmust, Kirchner (1893) om mogna äpplen och Loew (1890) om apelsinträdens blom. Denna bristande överensstämmelse i uppfattningen tog Heinricher (1919) som ett indicium för att lukt saknas. »Ich konnte keinen Duft wahrnehmen, doch ist es immerhin möglich, dass mein Riechorgan dazu nicht fein genug organisiert ist», medger han dock. I själva verket är hanblommornas doft ganska fram-

trädande, medan honblommornas är ytterst svag. Med samma försöksanordning, som jag använt till att påvisa nektarutsöndring, kunde lukten undersökas. Doftämnet ackumulerades nämligen under glaskupan, och det visade sig då, att honblommorna hade alldeles samma doft som hanblommorna, fast den var mycket svagare. Och den doften är, som man kunde vänta sig, inte alldeles densamma som hos apelsinblom, men av en frisk typ, som påminner om denna. Liksom själva blomningen har produktionen av doftämne en betydlig varaktighet. Jag iakttog, hur olika blommor från samma kvist avgav doftämne under tre veckors tid.

Optisk anlockning anser Lindman (1890) mistlarna kunna åstadkomma med sin gula vinterfärg. Denna är i främsta rummet knuten till det tjocka internodiet under blomställningen, vilket han betraktade som en extrafloral skyltapparat, men också till blommorna och i mindre grad till stam och blad. Denna gulfärgning är mest framträdande hos hanmistlarna. Naturligtvis ansåg Heinricher, att Lindmans uppfattning inte var värd att ta på allvar, och Tubeuf menade, att den gula färgen, som särskilt framträder på de mistlar, som varit solexponerade föregående sommar, är en vinterfärg och inte en lockanordning för insekterna, »eine physiologische Erscheinung, aber keine angepasste Bestäubungseinrichtung». Härtill invänder Wangerin (l. c.), att eftersom blomningen inträffar, medan vinterfärgen åtminstone delvis ännu finns kvar, bör denna givetvis samtidigt också kunna ha betydelse som lockmedel. Trots att Lindman haft den djärvheten att grunda hela sin mistelundersökning på en enda från Mälartrakten honom tillsänd mistel, får man anse, att han i detta fall har obetingat rätt. Bland flugorna, som är mistlarnas flitigaste besökare, är somliga kända för att lätt urskilja gul färg (Kugler 1955) och att spontant flyga mot gult under näringssöket.

Pollenets lämplighet för insektspollination kunde Heinricher dock inte förneka. De ovala, taggiga pollenkornen har en utomordentligt kraftig tendens att vilja klibba samman till stora klumpar eller flockar. Jag har utfört ett av Knoll (1930) rekommenderat försök att pröva pollenets sammanhållningsförmåga. Genom ett $^1/_2$ m långt glasrör fick pollen av olika slag falla ner på en glasskiva, där det bildade ett mönster, som Knoll kallade fallbild. Hos vindpollinerade växter och en del övergångsformer skilde därvid luftfriktionen isär pollenkornen, så att de på glasskivan blev nästan helt åtskilda. Mistelpollenet ger en helt annan fallbild, som tyder på en stark sammanhållning (fig. 15). Även ganska gammalt pollen bibe-

Fig. 15. Fallbild av mistelpollen.

håller denna egenskap. Helt naturligt lösgör sig ibland mindre grupper eller enstaka pollenkorn. Man har emellertid svårt att tänka sig, att mistelpollenet annat än sporadiskt skall kunna överföras till honblommorna med vinden. Det uppträder i alltför fåtaliga spridningsenheter.

Heinricher (1919 *b*) har utfört ett par försök, som skulle visa, att misteln kunde pollineras med vinden. Han omgav honmistelgrenar med påsar av ett sannolikt stramaljartat material, som han besynnerligt nog kallade »pergamin». Härigenom borde insektspollination förhindras, men likväl bildades några stycken bär. Pollen måste enligt honom ha tillförts med vinden. Hade påsarna verkligen gjorts av pergamin, måste de ha varit trasiga! Finmaskigt gastyg använde också Jekyll (1919) och Horne (1923) och påvisade därvid en viss fruktsättning. I dessa olika fall är det emellertid tänkbart att ytterst små dipterer, som ofta uppehåller sig i mistelblommorna och som torde spela en roll vid deras befruktning, skulle ha kunnat ta sig in genom maskor i nätet (Pohl 1931). Man har också tänkt sig apomixis som förklaring till att fruktsättning ägt rum hos isolerade honmistlar. En undersökning av Pisek (1923) påvisar emellertid en normal embryonal utveckling. Tillfälliga avvikelser från diecin, som också skulle kunna förklara fruktsättning hos isolerade honmistlar, finns det inte några som helst anledningar att tro på. Han- och hon-

blommorna är i grunden olika, och några övergångsformer mellan dem har aldrig iakttagits.

Själv isolerade jag en vår ett antal honmistlar på en Mälarholme med pergamentpåsar. Efter blomningstidens slut togs påsarna bort för att inte störa en normal fruktutveckling. Men på hösten fanns det inga bär, ej heller spår av bär. Detta var vid en tidpunkt, då de ännu inte skulle ha hunnit bli uppätna. Detta experiment, liksom det faktum, att topografiskt starkt isolerade honmistlar aldrig bär frukt, motsäger också förekomst av apomixis och avvikelser från diecin.

Det synes uppenbart, att insektspollination är den hos misteln normala och att vindpollination endast är tänkbar i ringa utsträckning och mest på korta distanser. Två huvudgrupper av besökande insekter förekommer. Den ena utgöres av bin och humlor, den andra av flugor och andra tvåvingar (Kirchner 1893, Plateau 1908 m. fl.).

Vid många tillfällen har jag om våren iakttagit bin i färd med att målmedvetet besöka blommorna i mistelrika träd. Ibland uppträdde de i samma mängder, som man kan få se i sälgarna, och med samma livliga surr. Jag kunde då konstatera, vad som redan varit känt, nämligen att biet här normalt spelar rollen av pollentjuv. Det flyger från hanblomma till hanblomma och kan på någon minut samla »korgarna» fulla med svavelgult mistelpollen. Våren 1960 iakttog jag vid ett par tillfällen ganska många humlor av arten *Bombus terrestris* i mistelblommorna. Det är tidigare intet omnämnt i litteraturen om besök av humlor i mistelblommor, utom att Heinricher sett en enstaka *B. lapidarius* i detta ärende. Humlorna betedde sig på alldeles samma sätt som bina.

Hur skall man kunna förklara binas och humlornas ensidiga intresse för hanblommorna? Heinricher (1919, 1920), den berömde parasitspecialisten, ville till varje pris förneka insektspollination med nektar som lockmedel och lanserade, sedan han måst erkänna, att vindpollination spelade en mindre roll, i stället teorin, att misteln hade pollenblommor. Om det funnits nektar i honblommorna, säger han, skulle bina inte gått dem förbi. Nej, påstår han bokstavligen, de intelligenta bina nöjer sig med att besöka hanblommorna, från vilka de får pollen. De mindre intelligenta flugorna hämtar också pollen i hanblommorna, men lämnar i sin enfald dessutom ingen möda ospard att leta efter pollen i honblommorna, och blir på så sätt de som utför pollinationen.

Pohl (l. c.), som också observerat, att bina nästan alltid flyger förbi honblommorna eller på sin höjd gör en anflygning mot dessa,

tänkte sig den möjligheten, att bina i motsats till flugorna inte uppskattar mistelnektarns enligt hans uppfattning segflytande konsistens.

Ytterligare en förklaring är emellertid möjlig, som grundar sig på skillnaden i doft-intensitet hos de olika könens blommor. Vissa kyliga vårdagar har jag kunnat känna han- men inte den betydligt svagare honblommedoften. Flugorna har då kunnat ses besöka båda könens blommor, troligtvis eftersom de också vid denna låga temperatur kan känna honblommans doft. Deras retningströskel för denna doft ligger tydligen lägre än vår. Men enligt v. Frisch (1956) finns det en stor överensstämmelse mellan människans och binas luktförmåga, vilken senare vida överträffas hos många andra insekter. Under förutsättning av att denne berömde forskare här verkligen har rätt, kunde man tänka sig, att biet under för våren normala temperaturförhållanden inte förmår uppfatta honmistelblommans svaga doft.

Detta var en endast mycket svagt grundad teori, som genom en iakttagelse den 16 mars 1961 fick ett oväntat stöd. Upplevelsen kom så pass överraskande, att det kännes behov att åberopa vittnesmål. Denna dag hade jag på en resa i annat syfte tillsammans med lantbrukskonsulent Herman Scheutz gjort en avstickare till Rudö på Tidö och klättrat upp i min speciella mistelhägg. Jag hade inte väl installerat mig, förrän en häpnadsväckande syn framstod för mina ögon. Bina, som uppträdde i stor myckenhet och som surrade väldeliga, hade övergivit sitt vanliga och av åtskilliga iakttagare beskrivna beteendemönster att endast besöka hanblommorna. De tycktes denna dag hysa nästan lika stort intresse för honblommorna. På en honmistel, som jag höll i ögonsikte under ett par minuter, landade åtminstone 10 bin. Pohl (l. c.), som ägnat stor uppmärksamhet åt dessa ting, har likväl på sin höjd sett enstaka bin göra anflygning mot honblommorna. Min iakttagelse innebär alltså något unikt. Jag lade emellertid också märke till, att bina på honmisteln bar sig märkvärdigt åt, de satte sig på bladen och fumlade på honblommorna från utsidan. Nu var denna marsdag mycket varm: kl. 16 12,2° i skuggan (Västmanlands flygflottiljs väderavdelning) och här i solgasset säkert åtskilliga grader varmare. Den närmast till hands liggande förklaringen blir väl därför, att denna uppvärmning kommit tillräckligt stora kvantiteter luktämne att förflyktigas från honblomman med tillräckligt stor kinetisk energi för att binas retningströskel för denna lukt skulle kunna nås. Eller med andra ord: bina kände denna dag

också lukten från honblommorna. Den nu framställda teorin står och faller med v. Frischs uppfattning om binas luktsinne. Tyvärr grundar sig emellertid denna enligt Ribbands (1953) på felaktigt utförda försök. I själva verket har bina enligt honom ett mycket känsligare luktsinne än människan med tröskelvärden på endast 1/10–1/100 av dennas. Gäller detta också misteldoften, har Pohl kanske ändå rätt — bina tycker helt enkelt inte om mistelns nektar. Dessa insekters egendomliga beteende den solgassiga 16 mars 1961, då honblommor besöktes med lika stor frekvens som hanblommor, kräver emellertid då en ny förklaring.

Även om bina, på sätt som nyss nämnts, skulle kunna åstadkomma någon pollination, utföres det egentliga pollinationsarbetet av flugor. Dessa brukar redan före blomningens början uppträda och visa ett påtagligt intresse för mistlarna. Stora flugarter som *Pollenia Vespillo* och *P. rudis* är från Tyskland redan av Kirchner (1893) omnämnda som mistelbesökare. Båda övervintrar och man kan ibland under den kalla årstiden få se dem ute över snön. De finns alltså tillgängliga redan vid blomningens början och torde spela en betydande roll vid pollinationen. Men också medelsmå och små flugarter ner till mm-korta miniatyrdipterer förekommer i riklig variation. Det är emellertid inte säkert, att alla de insekter, som kommer till mistelblommorna, är regelbundna besökare. Av tre i dessa infångade insekter, flugorna *Hedroneura cucullaria* L. och *Lispocephala erythrocera* R.D. samt en parasitstekellarv tillhörande fam. *Ichneumonidae*, vilka välvilligt bestämts av amanuens Lars Hedström, kunde enligt denne åtminstone flugorna knappast räknas som reguljära blombesökare. Att emellertid flugor spelar huvudrollen vid pollinationen, därom vittnar Kölreuter (1763), Kirchner (1893), Plateau (1908), Pohl (1931) och nu denna avhandlings författare.

Flugorna har ett helt annat sätt att uppträda än bina. De kryper mest kring på grenarna och gör då och då korta lovar till blommorna. Också på lokaler, där det finns enbart honblommor, kan flugorna vara intresserade av dessa. Honblommornas för människonäsan oftast svårurskiljbara doft och deras relativt svaga gulfärgning tycks sålunda räcka som lockmedel. Hanblommorna har kvalitativt samma retmedel men som redan nämnts med mycket starkare intensitet. De har däremot mindre möjlighet att lämna nektar som valuta för besöket. Men flugornas bindning till doften är kanske tillräckligt stark för att hanblommorna skall bli minst lika mycket besökta som honblommorna.

Det är emellertid inte alls känt, vilken mekanism, som reglerar flugornas besök i mistelblommorna, och lätt torde det inte bli att utforska, så svårtillgängliga som mistlarna är uppe i trädkronorna och så oberäkneligt som insekterna uppträder i det nyckfulla vårvädret under blomningen. Vad är det, som förmår flugorna att ungefär lika ofta besöka blommor av båda könen, trots att dessa är så olika beträffande såväl storlek som färg, lukt, nektartillgång och dessutom naturligtvis pollentillgång? Man kan tänka sig olika alternativ (amanuens HEDSTRÖM har bistått med synpunkter). Ett sådant tycks mig ha särskilt intresse. Flugorna binds till misteln av i främsta rummet nektarn. Den obetydliga mängd av denna, som kan förekomma i hanblommorna, är möjligen tillräcklig för att av insekterna uppfattas som tillfredsställande. Men i motsatta fallet kunde den speciella omständigheten kanske ändå säkra besök, att hanblommorna utgjorde ett mindretal i förhållande till honblommorna. Och det är ju just detta som här är fallet. Honblommorna uppträder ju nära tre gånger så talrikt som hanblommorna! Det blir därigenom extra lätt för flugorna att förbise den mindre rikliga nektartilldelningen i hanblommorna, vilka ju dessutom har mera accentuerade stimuli. Anlockningen till hanblommorna skulle då vara en »bluffreaktion», eftersom insekten där inte får någon eller endast föga lön för sin möda. Det finns paralleller till denna hypotetiska finurlighet vid mimicry, där det djur som söker skydd genom förklädnad, brukar förekomma i minoritet i förhållande till det otrevliga djur, som det efterapar.

De flesta gånger, jag varit ute hos mistlarna under blomningstid, har jag inte sett till några insekter i närheten. Det är ju ofta ruggigt denna tid, regnigt och blåsigt. Ett år som 1958 pågick t.ex. blomningen under mycket dåliga förhållanden, men då, liksom alla de år, jag har sysslat med misteln, har den burit ungefär lika mycket bär. Alla år är goda mistelbärår — det kan vem som helst konstatera i mistelstånden på julmarknaden — somliga år är exceptionellt goda. Det är tydligt, att flugorna hinner lämna en tillräcklig pollinationsservice, och att de väl tillvaratar de ofta få tillfällen av den lyckligtvis rikligt tilltagna blomningstiden, då vädret ger dem full aktionsfrihet. Om rönnar, fruktträd eller exempelvis bokar i jämförelse med misteln har en utomordentligt ojämn fruktsättning (LINDQUIST 1931), förklaras detta bero inte bara på pollinationens bristande effektivitet och dess avhängighet av vädret utan kanske framför allt på en autonom periodicitet. Någon motsvarighet härtill hos misteln

är svårt att påvisa. Vissa år såsom 1933, 1938, 1941 och 1943 blev födelseår för särskilt många mistlar, medan vissa andra år gett ett relativt mindre tillskott till mistelbeståndet. Men orsaken härtill torde inte så mycket ha varit olikheter i bärtillgången som varierande fröspridningsmöjligheter och groningsförhållanden.

27. Långdistanspollination.

Jag har begagnat en enkel och säker metod för att undersöka, hur långt mistelpollen kan spridas. Jag har letat rätt på fruktbärande honmistlar, som varit topografiskt isolerade från hanmistlar. Sedan har jag noga undersökt, var närmaste hanmistlar befunnit sig. Det hela började med, att jag i en ensam jättemistel med en omkrets av 1,5 m i en lönn vid Turbinbron i Västerås den 9/11 1948 genom min kikare fick se 27 bär och den 8/12 1949 minst 10 bär. Därifrån till närmaste mistlar var den gången avståndet 325 meter. De växte i en mistelrik lagerpoppel i Vasaparken. Fågelvägen dit gick delvis över ett bebyggt kvarter. Följande år såg jag inga bär i turbinbromisteln, som numera på grund av oförstånd borttagits. Mina vidare efterforskningar av långdistanspollination ledde bl.a. till följande iakttagelser: *Ryttern:* Stentorp vid Tidö: a) 4/11 1950 honmistel med 4 bär, b) 4/12 1952 4 bär. Närmaste mistelbestånd och över huvud taget mistel fanns 800 m bort. *V.-Barkarö*: söder om byn, 350 m från närmaste mistel a) 14/4 1950 5 st. bär på en av två mistlar, b) 20/10 1951 2 bär på vardera misteln. *K. Barkarö*: Fröstuna rikligt med bär på en mistel inne i trädgården, 100 m SO om ett mistelbestånd på Öråsen. *Ryttern*: Skaskär vid Tidö 2/3 1952 enstaka mistel inbäddad i ett buskage, rätt långt ner på trädet och föga synlig, c:a 250 m från närmaste mistlar på Kråkskär och Tidö-Lindö. Jag har här bara antecknat »måttligt med bär», vilket torde betyda något mindre än normalt. *Arnö*: Oknö Ingeby 25/8 1950 rönnmistel med 1 bär och 400 m till närmaste mistelbärande träd, som f.ö. växte ensamt. *Irsta*: Tällbo den 2/9 och den 25/11 1951 i en av två honmistlar på en rönn ett enstaka bär, ytterligare kontroll 6/4 1952. Jag klättrade upp i trädet vid två tillfällen för att förvissa mig om, att det inte fanns någon förstucken hane där. Av folk på gården fick jag höra, att det aldrig tidigare funnits bär i denna rönn och inte mer än dessa två honmistlar. Annars skulle man ju kunnat misstänka, att här också funnits en hanmistel, som emellertid samma sommar försvunnit. Kortaste

avståndet till närmaste mistelbestånd, nämligen Björnöns väldiga förekomster, torde vara 2 km. Mellan de båda punkterna är dels ett sund och dels barrskog. Det är tänkbart, att någon enstaka mistel döljer sig i skogen, men det gör inte problemet så mycket enklare. Som redan nämnts är apomixis och avvikelser från den här normala diecin osannolika som förklaring.

Den enda tillstymmelsen av anknytning till dessa iakttagelser i litteraturen är Werths (1923) upptäckt av en honlig tallmistel i Grünewald vid Berlin, som växte 30 m från en grupp av andra mistlar. Den förstnämnda saknade och honexemplaren av de andra hade rikligt med bär. Av ett sådant enstaka fall kan man knappast dra några slutsatser om sättet för pollinationen.

Jag har åtminstone från början tagit för givet, att de ovan anförda fallen av långdistanspollination utförts av insekter. Sådana avstånd, som det här är fråga om, vållar inte flugorna några svårigheter. Amerikanska försök med märkta atomer har visat, att flugorna kan färdas miltals. Man har också utomordentligt svårt att förstå, hur vindspritt mistelpollen skall kunna räcka till att på hundratals meters håll pricka in de små mistelmärkena — och detta t. ex. på den s. k. turbinbromisteln år 1948 inte bara 1 gång utan minst 27 gånger och nästa år ytterligare minst 10 gånger. Ty inte nog med att pollenet alstras i tämligen små kvantiteter, antalet spridningsenheter blir dessutom genom hopklumpning av pollenkornen mycket färre än dessa. Därtill föres stora mängder av pollen bort som mat till binas kupor och humlornas bon. Vackra, lugna dagar kan dessa pollentjuvar göra nästan rent hus i hanblommorna. Att vid ovannämnda fjärrpollination i flera fall endast enstaka honblommor på en mistel blivit befruktade, tyder väl dock i första rummet på att vinden överfört pollenet. Flugorna borde ha pollinerat flera blommor i samma blomställning, tycker man. Företeelsen kan dock till nöds förklaras med deras »tankspridda» sätt att röra sig bland mistlarna, helt olika binas systematiska avjagande av blomställningarna.

Det förefaller emellertid inte så alldeles enkelt att förklara, hur de ganska talrika pollenkorn, som man hittat vid pollenanalys i en del mossar, kunnat komma dit, om man inte skall räkna med vindtransport. Då är emellertid att märka, att dessa transporter torde ha varit inskränkta till korta distanser. Mossarna kan ha varit åsgropar eller sjövikar, i vilkas omedelbara närhet mistlarna kan ha vuxit. Och insekter kan mycket väl ha bidragit till denna transport, vilket vänligen har påpekats för mig av docent Olov Hedberg. De kan ha

fallit på vattenytan, och pollen från deras kropp kan ha lossnat i vattnet och kanske ibland anrikats på sjöbottnen.

Trots att mycket arbete nedlagts på att förklara mistelns pollination, erbjuder ämnet fortfarande olösta gåtor.

28. Mistelns framtidsutsikter i Sverige.

En rad av i litteraturen omnämnda och i herbarier belagda mistelförekomster i södra Sverige har under det sista århundradet försvunnit, i de flesta fall troligen genom människans ingripande. Hård av Segerstad (1924) hyste för sin del farhågor för att misteln var »på väg att försvinna ur floran». Sedan det visat sig, hur livskraftiga bestånden vid Mälaren och kring Berga säteri i Småland i själva verket är, kan dess framtidsutsikter där bedömas mera positivt. Men sannolikt är alla övriga nutida mistelbestånd i Sverige (s. 437) dömda att snart dö ut.

Att skogslinden bevaras på mistelns lokaler, är emellertid för denna av vital betydelse. »Framtidens prognoser beträffande våra lindskogar äro ... icke ljusa», skriver Bertil Lindquist (1953). »I lövskogarna betraktas linden vanligen som ett ogräs och hugges bort, och kan man erhålla annan produktion, faller det väl ingen in att låta linden breda ut sig på bekostnad av värdefullare trädslag.» Det kommer alltså i hög grad an på markägarnas generositet, om denna ädla lövskog skall bli bevarad.

På vissa mistellokaler är föryngringen av linden dålig. Särskilt har jag observerat detta på den mistelrika ön Saxgarn, där sannolikt betning är orsaken. I andra fall kan det vara frågan om för stark beskuggning. Det kan i en framtid bli en angelägenhet för naturskyddet att sörja för föryngring av mistelns värdträd.

Köldvintrarna i början av 1940-talet vållade ett tillfälligt avbrott i mistelns ökning i Mälartrakten, som emellertid snart åter tog vid, och som år 1960 åtminstone delvis fortsätter. På vissa lokaler kan man nu iaktta stagnation, som ofta beror på att de mistelrikaste träden helt eller delvis dött. På Tidö-Lindö skulle man i samband med fritidsbebyggelse och åtföljande stark gallring bland lövträden kunnat vänta en minskning av antalet mistlar. Tvärtom har de, som redan nämnts, fördubblats i antal. Men i framtiden kommer det nog också här att bli svårigheter för värdträdens föryngring. F.n. saknar jag material för att bedöma, om den legala mistelavverkningen på något enstaka håll drivits för hårt. Skulle det visa sig, att markägare farit för hårt fram, finns det möjlighet att i Västmanlands län, i likhet

med vad som redan skett i Södermanlands län, fridlysa misteln enligt den nya naturskyddslagen av år 1952, som erbjuder ett totalt skydd.

Lyckligtvis är flera mistelrika öar i Mälaren på ett eller annat sätt skyddade. Fridlysta som naturminnen är sålunda Högholmen och Högholmsskär och fredade i domänverkets regi är Flaten, Ekholmen och några mindre holmar i närheten av Ridön. På denna stora ö, som också tillhör kronan, är lindarna visserligen inte fridlysta men torde likväl åtnjuta skydd. Detsamma gäller Sundbyholmsön, som är Eskilstuna stads, och Bryggholmen, som är Enköpings stads fritidsområden. Slutligen är Björnön, som tillhör Västerås stad samt ASEA och är en av de mistelrikaste öarna, fridlyst som naturpark. Men också de flesta privata markägare vårdar sina mistelbestånd med pietet.

Några av dessa fredade öar bär en mer eller mindre ren lindskog, som om den får vara ostörd kommer att utvecklas i riktning mot lindurskog (plansch II). Till intrycket av urskog bidrar redan nu inte minst den omständigheten, att många av träden är våldsamt angripna av mistel, som framkallat hypertrofier på grenarna och givit dem ett groteskt förvridet och »åldrigt» utseende. Man kan fantisera över om dessa lindmistelskogar inte rentav kan komma att likna de lindurskogar från den postglaciala värmetiden, om vilkas utseende man kan göra sig en föreställning med hjälp av M.-B. Florins (1957) pollenanalyser från Övre Mogetorpsmossen i Södermanland. Denna mosse var den gången en åsgrop på en rullstensås, som höjde sig upp ur vattnet. Det var en miljö, som torde ha påmint mycket om åtskilliga Mälaröars i nutiden, och i dess vegetation ingick tidvis ovanligt mycket lind jämte mistel. Liksom våra dagars mistelskog ständigt förändras, var tillståndet i den gamla Mogetorpsskogen dynamiskt, det säger oss pollendiagrammen, och dess historia går inte att beskriva i en statisk formel. Men när vegetationen på de fridlysta holmarna en gång kommit till en relativ jämvikt, bör den i alla händelser kunna ge illusion av en vegetationsbild från värmetiden.

Vilka olyckor, som än kommer att drabba Mälarsträndernas växtlighet i form av sommarbebyggelse, barrträdsplantering och andra våldsamma ingrepp, skall misteln likväl ha goda möjligheter att leva kvar på dessa fredade öar — om endast klimatet medger det.

29. Mistelinventeringen.

För Västmanlands län och motliggande område i Södermanland gör inventeringen anspråk på relativ fullständighet. Resten, som är

inventerad på sommaren, får anses vara ungefärligt och ofullständigt angiven. I de vid inventeringen förda journalerna anges varje träd för sig. Uppgifterna gäller förhållandena omkring 1952, som de kommer till synes på kartan fig. 2. Några kompletteringar från senare år har tillfogats, då med angivande av detta. Men avsikten har annars varit att här redovisa utbredning och frekvens vid en bestämd tidpunkt.

Västmanlands län.

Björksta: Kolmsta 1 rönn med 1 mistel (skrivs i forts. rönn 1–1).

Ängsö: Ängsö vid prästgården lind 1–1; slottsallén lind 1–1; Långholmen lind 1–1; Skarpan rönn 2–2; Fagerön lind 1–1, apel 1–1.

Kungsåra: vid kyrkan rönn 1–1.

Kärrbo: St. Aggarön lind 55–942, lönn 20–182, apel 1–47, rönn 1–7, asp 10–54, hassel 2–2, *Crataegus monogyna* 1–1; L. Aggarön lind 5–79; Långholmen lind 2–26, apel 1–1; Vretaskär lind 1–1; Kalven rönn 2–7; Solbacken lind 1–5, lönn 1–3, apel 1–15, alm 1–flera mistlar; Vretbo apel 1–25; Fröholmen lind 4–155, apel 2–37; Allmänningstorp lind 1–8, apel 1–8; Kottebo lind 3–16, apel 2–4; Mårtenhamn äppelträd 3–5, lönn 1–2, apel 1–3, lind 1–12, *Salix caprea* 1–6, *Rosa* sp. 1–2; Harkie gård lönn 4–33, äppelträd 5–10, lind 1–12; Råstock apel 1–6; Hagbo apel 1–1; Frösåkers allé *Populus nigra* 1–2; 1 km S om Kärrbo kyrka rönn 1–6; Kärrbo kyrka lönn 1–1.

Irsta: St. Hällegrund lind 2–4; L. Hällegrund lind 22–394, *Salix repens* × ? 1–5; Skopan hassel 1–1; St. Skärplingen lind 6–12; Rågsäcken lind 2–20, rönn 3–7, hassel 2–3; Södra Björnön lind 125–3296, lönn 28–261, apel 6–14, rönn 4–5, asp 2–2, hassel 5–24, hägg 1–1; Onsholmen apel 1–1; Hagbyholm sälg 1–2 (I. Nordin); Tomteboda rönn 1–1; Tällbo rönn 1–2; 500 m S om Irsta kyrka rönn 1–1.

Badelunda: Norra Björnön, grustaget lind 6–74; skidbacken lind 6–18; Björnögården lind 1–7, lönn 1–1, rönn 1–6, apel 2–33; skogen V om Björnögården lind 2–132; Björnöändan lind 4–5, lönn 2–18, hägg 1–1; strax öster om Hässlö gård lind 1–2; Hamre handelsträdgård lönn 1–1; Hamre gård rönn 1–3; Östra holmen rönn 2–2.

Västerås (kompletterat med uppgifter fram till 1960): Jakobsbergsskogen lönn vid Rävgubbens stuga 1–1 (I. Nordin); Munkgatan *Sorbus aria* 1–3 (nu borthuggen); Vasaparken *Populus laurifolia* 1–20 (nu 1–12, 1959 lönn 1–1); Rudbecksparken lind 1–1, *Populus trichocarpa* 1–70 (1959: mer än 200); Djäkneberget rönn 2–2 (1959: 1–1); Viksängsallén rönn 4–32 (1959: rönn 3–22, ett par mistelrönnar borttagna, lind 1–3); Turbinbron lönn 1–1 (1959: borthuggen); Claréusgatan äppelträd 1–1; Stockholmsvägen i höjd med lasarettet lönn 1–4 (1959: borthuggen). Följande har här tillkommit fram till 1960: öster om slottet lind 2–9; i allén vid Rådhuset lind 4–18, *Sorbus aria* 1–2; Östra kyrkogården lind 4–7; Spantgatan äppelträd 1–1; Eriksgatan 6 rönn 1–2; Eriksgatan 13 balsampoppel 1–8; Kryddgårdsgatan 6 balsampoppel 1–6; Köpingsvägen 49 rönn 1–2; mittför Källgatan 10 lönn 1–1; St. Fridnäs äppelträd 1–4. (1960: Sundemans backe rönn 1–1.) Lustigkullagatan *Populus candicans*, åtsk. mistlar, höggs 1948. Lindar i

Västerås och andra odlade är vanligen *Tilia vulgaris*, under det att flertalet f. ö. är *Tilia cordata*.

S:t Ilian: 1957 Hovdestalunds kyrkogård rönn 1–1.

Lundby: vid byskolan lind 1–1; Gränsta asp 2–2.

Västerås-Barkarö: Ridön, östra delen: lind 5–49, päronträd 1–5, apel 7–26, *Crataegus curvisepala* 1–1; Ridön, västra delen: lind 16–49, lönn 6–110, apel 5–72, *Salix pentandra* 1–1; Badstugrund lind 1–25; Hemmingskär lind 1–125; Sävholmen lind 11–250, rönn 4–4, hassel 1–2, hägg 1–1; Härjan lind 8–107, lönn 1–125, rönn 1–5; Högholmsskär lind 1–3, lönn 3–8; Högholmen lind 50–543, lönn 6–23, rönn 3–5, klibbal 1–1; Flaten lind 38–455, rönn 7–9, *Salix caprea* 1–1; Gillen lind 5–14; Almö-Lindö lind 1–1, lönn 3–62; Ryberg lind 2–9; Nysslingen lind 1–1, lönn 3–62; Långskär lind 1–1; Fullerö slottsallé lind 3–6; Fullerö park lind 1–3; Fullerö villa lind 6–49, asp 1–1; Steneborg äppelträd 1–2; Hagbo äppelträd 1–2; Lindbo apel 1–1; holme 1,5 km S om Fullerö fiskarboställe rönn 2–3; 1 km V om Almö rönn 1–2; Jotsberga lind 1–4; avtag till Enhagen rönn 1–2; Ekhagen rönn 1–2; Johannesberg rönn 1–7; Gångholmen lind 7–21, lönn 5–8; vid Gångholmen intill pumpstationen lind 4–10, lönn 2–4; vid Gångholmen utmed vägen lind 3–9, lönn 8–19, *Salix caprea* 1–7, apel 1–1; Ekuddsskogen 2–70; dunge N om Ekudden apel 1–1; Landero lind 1–7; vid Västerås-Barkarö fotbollsplats rönn 1–1, *Salix caprea* 1–5; N om Barkarö gård *Salix pentandra* 1–1; 100 m Ö om Barkarö gård rönn 1–4; Barkarö by lind 1–2; 300 m S om B. by äppelträd 1–3; 400 m SV om kyrkan *Salix caprea* 1–3; 500 m Ö om kyrkan lönn 1–2, apel 1–1; Skogstorp lind 1–1, asp 1–3; Gotö allé lind 1–1; Askö-området: vid gården asp 6–9, sälg 1–6, rönn 1–2; Lundblads äppelträd 1–1, apel 1–1, hägg 2–5, asp 2–14, *Salix caprea* 1–1; skogen SO om Askö rönn 2–3, hägg 1–3, sälg 2–5, apel 1–1; Kvarnberget *Salix caprea* 1–3, asp 2–2, *S. pentandra* 1–1; mellan Kvarnberget och Askö lönn 1–1, hägg 1–1, rönn 2–3, apel 1–1, sälg 2–2; vid Fiskartorp hägg 7–8, rönn 6–18, apel 1–1, lönn 2–3, *Salix cinerea* 1–1; Kvarnberget *Sorbus intermedia* 1–1 (försvunnen 1949).

Ryttern: Strömskär lind 99–3119, lönn 1–2; Kråkskär lind 6–34; Skaskär lind 5–7; Lindskär rönn 3–51, hassel 1–5, mistel på mistel 1–1; Lilla Ranklov lönn 1–28; St. Ranklov lind 2–64, lönn 15–347, rönn 2–2, hassel 1–1; Malingskär lind 3–9, rönn 6–11; Pattgrund lind 1–1; Gräggen lind 6–15; Tidö-Lindö (1961: hela Tidö-Lindö med tillhörande småholmar 400–8 510): Askholmen lind 20–300, lönn 100–1300, hassel 12–32; rund udde utgående från Askholmen åt nordväst lind 5–49, lönn 5–158, rönn 2–6; resten av västdelen av T.-L. utom nordudden lind 33–648, lönn 10–80; nordudden lind 1–2, lönn 4–115, apel 1–1, äppelträd 1–1, björk 1–1; östra Tidö-Lindö: lind 62–1710, lönn 41–346, hassel 7–34, rönn 4–14, apel 7–62, al 1–1, mistel 2–2, hägg 3–6; L. Jungfrun lind 1–1; Skorven rönn 1–1; Fläskjan lind 1–1; Månsgrund lind 1–1; Lövskär lind 6–75; Saxgarn lind 123–4455, lönn 1–2, apel 11–113, björk 1–17; Skutterön lind 35–258, lönn 8–64; Kalvholmen lind 75–1873, *Salix fragilis* 1–1, björk 1–10, hägg 2–4; Harklinten lind 1–50; Tidöhalvön: Löt apel 5–92, rönn 7–20, asp 3–3; Rudö lönn 2–4, apel 1–15, asp 4–24, hägg 5–42; Tidö med Tärnö lind 118–1777, lönn 25–106, apel 44–387, rönn 12–80, asp 11–18, olika poppelarter, varibland *Populus trichocarpa*, *P. candicans* och *P. canadensis* 15–60, sälg 10–72, hassel 2–3,

hägg 9–16; Björnö vid Vikhus lind 13–164, lönn 16–82, apel 5–7, rönn 6–17, sälg 11–243, hägg 1–1; Vikhus med Vikhus by lind 14–167, lönn 7–25, apel 5–20, rönn 9–34, hassel 1–1; Mällringe asp 2–4, apel 1–1; Råby SO om Sylta rönn 2–2; N om Solskenet apel 3–9; kring St. Rytternruinen lönn 2–8, rönn 9–41, hassel 1–1, hägg 3–14; skogsväg V om Ryttersäng rönn 1–2; Fiholm lind 7–34, rönn 1–2, asp 5–65; mellan Fiholm och Ryttersäng lind 6–31; Trossön, V om torpet Fiholmsvik lind 1–1; Majholmen lind 1–1; Nyckelön, Stensjö apel 1–1 (1959).

Dingtuna: utspridda utefter Lövstavägen under $^1/_4$ mil rönn 9–19, asp 4–6, hägg 1–1, *Salix caprea* 1–4.

Köping: 1–1 (E. Strandell 1959).

K. Barkarö: pensionat Borgvik lind 1–1; N. Kungsladugården i trädg. äppelträd 1–1; avtag till Fröstuna rönn 1–26; Fröstuna äppelträd 1–1, hägg 1–1; Rudtorp lind 2–87; Örsåsen vid Fröstuna lind 24–403, lönn 1–1; S om Köpingsbanan N om första g i N. Kungsladugården på topografiska kartan rönn 1–2; S om Köpingsbanan N om andra g i N. Kungsladugården lind 1–1; vid 2:dra d i N. Kungsladugården lind 3–24; 200 m NO om Kungs Barkarö kyrka finns mistel, västligaste utposten för Mälarförekomster (A. Hamrin).

Kungsör (Kung Karl): Kungsgatan nära stationen lönn 5–57, äppelträd 1–1; väster om båtvarvet äppelträd 2–5; kring kyrkan lind 8–118; Rådmansgatan äppelträd 1–4; Prästgatan äppelträd 3–11; mitt för pastorsexp. äppelträd 1–10; Karlavägen 6 äppelträd 1–2; Skolgatans norra del i backe hägg 1–6; vid museet lind 1–2.

Torpa: Högsta äppelträd 1–1; V. Säby äppelträd 2–2 (sistn. 1961).

Södermanlands län.

Tumbo: Granholmen lind 2–4, apel 3–13.

Torshälla: vid torget lönn 1–1.

Torshälla landsförsamling: vid Brunnsta gård mistel.

Sundby: Eriksberg SO om Alphyddan lönn 1–1; Sundbyholm lind 1–65, lönn 1–1; Ekholmen lind 190–3224, rönn 1–5, al 1–1; långsmal holme OSO om Ekholmen rönn 2–2; holme SO om föregående rönn 1–4; Lövsärken = Sundbyholmsön: Fiskartorpet lind 32–966, lönn 4–35, *Crataegus monogyna* 1–26; österut lind 9–550, apel 5–5, hägg 1–1, *Salix caprea* 1–2, *Rosa* sp. 1–1; Bänkklädet lind 4–6.

Jäder: Varnäsudde = Mälbyskär *Crataegus monogyna* 1–30.

Helgarö: i byn äppelträd 1–1; Stenstavik apel 1–2.

Fogdö: Hässelbyholm lind 9–20; Viggeby apel 1–2; Segersön 1–1.

Strängnäs: Malmby gård lind 1–1.

Aspö: Vadholmsnäs asp 1–1.

Uppsala län.

Arnö: Oknö. Lund äppelträd 1–1 (inplanterad); Ingeby lind 1–1, lönn 1–3, rönn 1–1; Söderby asp 1–2; Veckhål lind 1–1.

Vallby: Bryggholmen lind 30–600, lönn 40–400, apel 10–70, poppel 3–30, alla siffror ungefärliga, slån 1–1.

Låssa: Ådö lind 81–1 620, lönn 12–120, alla siffror ungefärliga, apel 1–1, rönn 1–4, hassel 1–1, sälg 2–20, björk 3–32.
Husby-Sjutolft: Sävsta rönn 1–1.

Stockholms län.

Färentuna: Eldgarn c:a 40–600 på bl.a. lind, lönn, apel, rönn.

Kalmar län.

Högsby: Berga, 1961 beräknades sammanlagda antalet mistlar till 3 000 (Stig Ekström). Värdväxter: lind, lönn, apel, äppelträd, rönn, sälg, gråvide, björk, hassel, två poppelarter (Wiger 1943, 1945). Perifera förekomster på 3–4 km avstånd: Berga kronopark lind; Staby lönn; Ruda äppelträd; Högsby samh. 1) Kvillebro äppelträd, 2) mitt mot gamla posthuset äppelträd, 3) hotell Morén äppelträd. (Yngve Jeansson.)

30. Sammanfattning.

Mistlarna vid Mälaren bildar världens nordligaste bestånd. De förekommer där mest på öar och kringliggande fastland i sjöns mellersta och västra del. Förr ansågs Uppland som Sveriges speciella mistellandskap, vilken roll dock bör tillkomma Västmanland. Där finns landets största mistelbestånd, som i detta arbete presenteras. Förklaringen till denna massförekomst så alldeles i periferin kan antagas vara dels en relativt hög sommartemperatur, vilken för misteln är av särskild betydelse, dels en koncentrerad tillgång på lind, vilket värdträd åtminstone för större mistelbestånd tycks vara en så gott som nödvändig förutsättning. Egendomligt nog har emellertid Hafsten i Norge av pollendiagram tyckt sig kunna utläsa, att misteln där funnits före linden. Att detta trädslag förekommit vid Mälaren oavbrutet alltsedan värmetiden göres troligt av förekomsten av geografiskt isolerade, till linden specialiserade urskogsinsekter. Misteln kan därför antagas vara en värmetidsrelikt, men en relikt, som företer den intressanta aspekten av stark expansion.

Från att under 1800-talet ha vuxit nästan enbart på öarna finns misteln nu också på många fastlandslokaler. Dessutom har individantalet starkt ökats. Detsamma gäller Sveriges näst största population, den vid Berga säteri i Småland. Det skulle med all sannolikhet också gällt för den norska förekomsten kring Oslofjorden, om inte denna utsatts för svår skövling. Flertalet övriga nordiska förekomster synes på grund av sin individfattigdom ha stagnerat eller vara dömda att snart gå under. Detta öde drabbade en del bestånd redan under förra seklet. Hos de livsdugliga populationerna tycks individökningen däremot vara generell. Som förklaring till denna torde, vad Mälarutbredningen beträffar, den rådande fridlysningen vara av

mindre vikt och kanske likaså, mot all förmodan, det senaste seklets av människan framkallade metamorfoser i vegetationen. I alla händelser har misteln tilltagit, såväl där skogen fått växa igen som där den radikalt gallrats. Då återstår som huvudorsak den nu pågående klimatförbättringen. Eftersom misteln inte besväras av någon ståndortskonkurrens, bör den ha haft möjlighet att snabbt reagera för denna.

Mistelbeståndet vid Berga ger anledning till särskilda reflektioner. Denna sydliga population tog större skada av köldvintrarna 1940–42 än det nordliga Mälarområdets, vilket förmodas bero på ärftliga differenser. Den genotypiska enhetlighet, som man tycks räkna med bland pollenanalytiker, som sysslat med misteln, kan därför ifrågasättas. — Vid Berga fanns år 1890 mistlar endast i ett värdträd men 1939 i hundratals. Nyssnämnda köldperiod torde under mera ogynnsamma omständigheter, t.ex. ytterligare en köldvinter, ha kunnat vålla betydligt större skada och kanske nedbragt individantalet till 1890-talets nivå. Sådana nedkrympningar av populationen kan också ha skett i äldre tid. De bör kunna ha haft en rasdifferentierande effekt, liksom den omständigheten, att misteln i egenskap av obligat korsbefruktare torde ha fört med sig ett rikt gensortiment hit upp till Norden.

32 värdarter har antecknats. Förut har endast 12 varit kända här uppe. Mistel som parasit på mistel har flera gånger iakttagits, liksom åtskilliga gånger på kontinenten. Från Sverige har tidigare endast ett dylikt fall rapporterats (Wollert 1936). Hos en sådan mistelmistel inträffade riklig blombildning flera år tidigare än normalt. Detta kan bero på den mera homogena sammanväxningen mellan parasit och värd, varigenom den förra skulle kunna komma att reagera som om den vore ett skott på den senare. Teorin, att mistelns lövträdsras är uppdelad i olika underraser anpassade till olika värdarter, finner i allmänhet intet stöd i det svenska materialet. Synnerligen gåtfullt är, att sannolikt endast en alm inom området är mistelsmittad, men den bär 20 mistlar, att endast en nyponbuske är smittad, men med två olikåldriga parasiter, att på ett par öar bland tusentals björkar endast en på vardera varit smittad, men med massor av mistel etc. En tänkbar förklaring är, att om *en* mistel lyckas övervinna det här tydligen särskilt stora fysiologiska motståndet hos värdväxten, därigenom en immunitetsbarriär för all framtid genombrytes, d.v.s. värdväxten blir desensibiliserad. Möjligt är också, att specifika immunitetsgener, som normalt skyddar mot misteln, i sällsynta fall genom mutation eller omkombination kan falla bort.

På kontinenten har man i många fall förmodat ett samband mellan

mistel och kalk i marken. Flertalet nordiska bestånd är bundna till kalk. I Mälarområdet är emellertid mistelrikedomen störst västerut men kalktillgången österut.

Många Mälarträd, som på senare år drabbats av massinfektioner av mistel, har av detta märkbart försvagats och i åtskilliga fall dödats. Denna iakttagelse står i motsats till en gängse uppfattning, att mistlarna skulle vara relativt ofarliga för värdträden.

Bland fröspridande fåglar spelar i Mälarområdet björktrast och sidensvans den största rollen, medan dubbeltrasten eller misteltrasten, som på kontinenten har anseende som den största konsumenten, här är av mindre betydelse. Fröspridningen sker hos dessa fåglar åtminstone i huvudsak endozoiskt. Mistelns förekomst i en trakt bestäms i hög grad av fåglarnas vanor. Hos mistelbären, som är föga näringsrika, påvisas här för första gången en exceptionellt hög halt av vitamin C. Fåglarna har emellertid ej behov av denna substans, som de själva producerar. Man har sedan länge känt, att mesar och andra småfåglar äter de av andra fåglar sådda mistelfröna. Här påvisas, att denna verksamhet kan vara mycket effektiv och säkert kan ha en viss betydelse som hinder för mistelns spridning. Man skulle vänta sig, att misteln skulle spridas vida kring av de vagabonderande vinterfåglarna. Av bl.a. följande skäl tycks detta emellertid inte vara fallet: 1. fåglarnas snabba matsmältning, 2. mistelns dieci, 3. stort överskott av honmistlar, 4. bristande intresse hos fåglarna för mistelbär på nyetablerade mistellokaler. Det visar sig också, att mistlarna i regel på sin höjd sprids ett par km från ett mistelcentrum. Säkra belägg från nuvarande tid på spontan spridning av misteln avsevärt utanför dess huvudförekomster är inte kända.

Förmågan att bilda adventivskott är hos misteln en fundamental egenskap, som gör den till en betydligt mera »nordlig» växt, än den annars skulle vara.

Disproportionen mellan könen har tidigare ej observerats. Könskvoten har vid här föreliggande undersökning beräknats till 71,6 % honkön på 28,4 % hankön och har anmärkningsvärt nog varit mycket lika på olika lokaler och ävenså hos tallmistelrasen. Detta talförhållande för tanken till mendelklyvningen 3 : 1, vilken skulle varit unik i detta sammanhang men tycks vara orealiserbar. Troligtvis gäller här de vanliga könsbestämmande faktorer, som leder till proportionen 1 : 1. Försök att genom bestämning av könet på embryonerna komma den faktor på spåren, som modifierar detta talförhållande, har misslyckats.

Mistelns blomningstid inträffar i Sverige tidigare än vad som förut brukat uppges. Blomningsmånaden får åtminstone f.n. april anses vara, ehuru i floror brukar uppges maj. I motsats till en uppgift av Strasburger (enl. Tubeuf) förfäktas här, att mistelns blomningstid är oberoende av om dess värdträd utvecklas mer eller mindre tidigt, att den t.ex. infaller samtidigt på hassel- och lindmistlar.

Misteln pollineras åtminstone övervägande av insekter, och dess blommor är typiskt entomofila. Men dess båda kön är mycket olika utrustade med lockmedel. Hanmistlarna har relativt stark, honmistlarna mycket svag doft, och hanmistlarna lockar med en gulfärgning, som är kraftigare än honmistlarnas. Honmistlarna utvecklar däremot rikligt med nektar, medan hanblommorna alstrar mycket obetydliga kvantiteter, vilka dock här kunnat påvisas med ett nytt hjälpmedel, glykosreagenset Clinistix. Det är omvittnat, att flugorna spelar en huvudroll vid pollinationen, medan bina endast besöker hanblommor, där de hämtar pollen. Humlor, som här för första gången iakttagits som regelbundna gäster, beter sig på samma sätt. Vid ett enstaka tillfälle, en särskilt varm vårdag, iakttogs emellertid ett svårförklarligt, aldrig tidigare beskrivet skådespel: för en gångs skull besöktes honblommorna av de talrika bina med samma frekvens som hanblommorna.

Trots att mistelns blomning ofta försiggår under miserabla väderleksförhållanden, är alltid dess fruktsättning riklig. Köldperioder inträder ofta under blomningstiden men utan att skada blomman.

Särskilt intresse har här ägnats en del fall av fjärrpollination, som med en speciell teknik kunnat säkert fastställas och vid ett enstaka tillfälle innebar pollentransport från han- till honblomma på en distans av 2 000 m. Frågan är, om vind- eller insektspollination då föreligger. Hanblommorna ger av olika anledningar upphov till förhållandevis få spridningsenheter: 1. deras pollenproduktion är ganska liten, 2. pollenkornen brukar i regel klumpa hop sig till stora samlingar, 3. en mycket stor del av pollenet bärs hem till bikuporna. Därför kunde det förefalla sannolikast, att fjärrpollinationen utföres av insekterna, som är mera träffsäkra än den slumpvis verkande vinden.

Mistelns framtidsutsikter i Mälarområdet bedöms positivt under följande förutsättningar: 1. lindbestånden bevaras, 2. lindarnas återväxt garanteras, 3. fortsatt fridlysning, eventuellt skärpt. En del mistelområden är fridlysta. Där kan en lindmistelskog, som har drag gemensamma med värmetidens, tänkas komma att utvecklas.

31. Zusammenfassung.

Die Mistel an ihrer Nordgrenze.

Diese Arbeit gründet sich auf ein 16 Jahre langes Studium der Mistel in ihrem nördlichsten Verbreitungsgebiet, das am Mälarsee in Mittelschweden liegt. Unter anderem werden die Beziehungen der Mistel zu Klima, Populationsdynamik, Immunitätsbiologie und den Verhältnissen bei der Verbreitung der Samen und der Bestäubung behandelt.

1–3. Die Mistel in Schweden. Abgesehen von einigen kleineren Vorkommen findet man heutzutage die Mistel in Schweden nur in zwei Gebieten, nämlich bei dem Gute Berga im Kirchspiel Högsby (25 km von der Ostsee in 57°10′ nördl. Breite) sowie auf Inseln und an dem Strand des Mälarsees, besonders in dessen westlichem und mittlerem Teil. Dies ist nicht nur Schwedens nördlichstes Vorkommen, sondern auch sein grösstes. Nach Norden erstreckt es sich bis zu 59°38′ nördl. Breite. An der Nordwestseite des Mälarsees liegt die Landschaft Västmanland, deren Mistelbestand ich im Detail inventiert habe, wobei etwa 2 000 Bäume und 30 000 Misteln notiert (S. 518 und 461) und kartiert wurden (S. 434).

4. Die Mistel und das Klima. Während der postglazialen Wärmeperiode war die Verbreitung der Mistel in Schweden grösser als heute. Dies wird durch fossile Funde bewiesen. Die Verschlechterung des Klimas führte einen Rückgang mit sich. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts kam die Mistel, allerdings selten, noch in den meisten südschwedischen Landschaften vor. Aus mehreren derselben ist sie heute verschwunden, sicherlich zum grossen Teil als Folge der Ausrottung ihrer Wirtspflanzen, vor allem der Linde, im Zusammenhang mit Urbarmachung.

Im Hinblick auf diesen Rückgang ist es bemerkenswert, dass sich die beiden oben genannten Vorkommen bei Berga und am Mälarsee im Zustand lebhafter Expansion befinden. Der Bestand von Misteln am Mälarsee kann als ein Relikt der postglazialen Wärmezeit betrachtet werden. Hier liegt also ein Beispiel für ein Relikt vor, das eine Probe starker Vitalität und lebhafter Expansion zeigt.

Man könnte besonders an zwei Faktoren denken, die das Vorkommen der Mistel am Mälarsee ermöglichen, nämlich teils das ziemlich reichliche Vorkommen von *Tilia cordata*, dem wichtigsten und hier vielleicht unumgänglich nötigen Wirte, teils das relativ günstige Klima. Hier breitet sich Schwedens grösstes Gebiet mit einer Mittel-

temperatur im Juli von mehr als 17° aus. Der Sommer zählt im Mittel wenigstens 15 Tage mit einer höchsten Temperatur von mehr als 25°. Der Winter ist zwar nicht besonders mild, doch liegt die Mitteltemperatur des Januars 1901–1930 bei – 3,4°. Schliesslich kann auch erwähnt werden, dass die Humidität während der Vegetationsperiode im westlichen Mälar-Gebiet für schwedische Verhältnisse niedrig ist.

Beobachtungen während der Jahre 1940 1960 zeigen, dass diese als gegen Kälte empfindlich betrachtete Pflanze das gegenwärtige Klima gut verträgt. Die Blüten hatten durch den für viele Pflanzen vernichtenden Frost im Frühjahr nicht gelitten. Nachtfröste bis zu – 8° während der Blütezeit haben weder dem Pollen noch anderen Blütenteilen beschadet. Der Fruchtansatz war jedes Jahr gut, was zeigt, dass die Bestäubung in zufriedenstellender Weise stattgefunden hat. Schlechte Mistelbeerenjahre kamen nie vor, höchstens weniger gute. Besondere Untersuchungen haben gezeigt, dass auch die jährliche Verjüngerung recht regelmässig ist. Die extrem kalten Winter zu Beginn der 40er Jahre dieses Jahrhunderts wurden von den Misteln gut vertragen. (Temperaturangaben siehe S. 443.) An einer kleineren Anzahl starben die extramatrikalen Teile ab, doch wurden sie in der Regel durch Adventivsprossen aus den überlebenden intramatrikalen Teilen ersetzt. Die Fähigkeit in dieser Weise zu überwintern ist eine für die Mistel wesentliche Eigenschaft. Nur dadurch konnte sie alle extrem kalten Winter seit der Zeit ihrer Einwanderung überleben. Ohne dieselbe wäre die Mistel eine bedeutend „südlichere" Pflanze.

5. Gibt es verschiedene Klimarassen der Mistel in Schweden? Der viel südlichere Bestand bei Berga in Småland vertrug die oben genannten extrem kalten Winter viel schlechter als die Misteln am Mälarsee. Die Frostschäden waren viel bedeutender. Zuerst glaubte man, dass von etwa zweitausend Misteln auf 132 Bäumen nur etwa zehn überlebt hätten (Wiger 1943). Später zeigte es sich, dass die Schäden nicht so arg waren als man befürchtet hatte, sie wurden auch in grossem Ausmass durch Adventivsprossen kompensiert. Trotzdem musste man sich darüber verwundern, dass dieser relativ südliche Bestand mehr gelitten hatte als der nördlichste auf der ganzen Erde, wenn auch dieser innerhalb einer klimatisch begünstigten Enklave wächst. Ich versuchte daher in das Problem einzudringen. Vergleiche von Temperaturangaben und Beobachtungen über das Verhalten anderer gegen Kälte empfindlicher Pflanzen zeigten, dass

die klimatischen Beanspruchungen bei Berga und am Mälarsee wahrscheinlich von der gleichen Grössenordnung waren. Die niedrigste Minimitemperatur, die in diesen Jahren im Mälar-Gebiet vorgekommen ist, war −28°C. Bei einzelnen Gelegenheiten dürfte die Temperatur bei Berga aber noch niedriger gewesen sein. Eine Möglichkeit zu einem objektiven Vergleich des Umfanges der Schäden erhielt ich dadurch, dass ich an einer Anzahl im Jahr 1949 gutdünklich ausgewählter Misteln beider Vorkommen aus der Zahl der Segmente das Alter berechnete. Unter den Misteln vom Mälarsee hatten 44 % der 384 untersuchten Pflanzen seit der den kalten Wintern 1940–1942 vorangegangenen Zeit gelebt, unter den Misteln von Berga jedoch nur 9,3% der dort untersuchten 86 Individuen. Ich halte es daher für wahrscheinlich, dass die zwei Mistelpopulationen in Bezug auf die Widerstandsfähigkeit gegen Frost verschiedene erbliche Konstitutionen haben.

Der Gedanke, dass es verschiedene Klimarassen der Mistel geben könnte, wird ferner gestützt durch die Beobachtung, dass gewisse Misteln bei Berga, die aus deutschen Samen gekeimt waren, verhältnismässig schwerere Schäden erlitten hatten als die Misteln schwedischer Herkunft. Gerade so wie Nadelbäume, Getreidearten und viele andere Pflanzen sollte auch die Mistel imstande gewesen sein, Klimarassen zu entwickeln, und zwar besonders in den peripheren Teilen ihres Verbreitungsgebietes. Als Iversen (1944) den Versuch machte, die klimatischen Anforderungen der Mistel in Form von Diagrammen zu präzisieren, fand er, dass ein etwas zu kaltes sommerliches Klima durch einen relativ milden Winter kompensiert werden konnte, und dass ein Klima mit zu kaltem Winter ertragen wurde, wenn die Sommertemperatur relativ höher wurde. In dieser Arbeit wird die Frage aufgeworfen, ob nicht die Plastizität dieser Mistelart teilweise darauf beruht, dass sie in der verschiedenen klimatischen Gebieten durch verschiedene Klimarassen repräsentiert wird.

Man kann doch nicht ausschliessen, dass die Ursache dazu, dass die Berga-Misteln mehr beschädigt worden waren, ganz einfach niedrigere Extremtemperaturen war. Eine einwandfreie Schlussfolgerung kann jedenfalls aus den Beobachtungen an Berga gezogen werden: wenn die Temperatur −30°C tangiert oder unterschreitet, liegt das Risiko vor, dass der hier vorkommende Ekotyp von Mistel erfriert.

In Norwegen kommt die Mistel im mittleren Teil des Oslo-Fjordes

an vielen Fundorten vor. Diese liegen auf ungefähr demselben Breitengrad wie der Bestand am Mälarsee und haben nach Iversens Temperaturvergleichen zumindest ebenso gute klimatische Voraussetzungen wie die schwedischen. Aber nach Hafsten (1957) sollen sie nichtsdestoweniger den Eindruck machen, als ob sie unter den jetzt herrschenden klimatischen Verhältnissen langsam, aber sicher ihrem Untergang entgegengingen, während die Misteln des Mälar-Gebietes jetzt mit Rücksicht auf ihre physiologische Klimagrenze einen beruhigenden Sicherheitsfaktor zu haben scheinen. Bis zu ihrem vollständigen gesetzlichen Schutz im Jahr 1956 sind die Mistelbestände in Norwegen schwer verwüstet worden. Falls Hafstens pessimistisches Urteil über die Zukunft der Mistel in Norwegen sich nicht nur auf diese Beschädigungen gründet, so haben wir es hier mit einer im Vergleich zum Mälar-Tal divergierenden Entwicklung zu tun. Sie ist schwer durch die Annahme zu erklären, dass in Norwegen eine weniger frostbeständige Rasse vorkommen sollte, denn Norwegen ist ebenso wie Schweden gegenwärtig von einem vorteilhaften Klima begünstigt, bedeutend besser als jenes, welches die norwegischen Misteln früher erfolgreich ertragen konnten. Vermutlich hat jedoch Hafsten hier einen Irrtum begangen. Nach einer Angabe von Horten (Naturvern i Norge 1959), wo die Mistel lange vor der Zeit des allgemeinen gesetzlichen Schutzes geschont wurde, vermehrt sie sich jetzt dort so kräftig, dass sie ihre Wirtsbäume zu töten droht. Dies dürfte auch in Norwegen die natürliche Entwicklung sein, obwohl sie in der Regel durch die gleichzeitig stattfindende Verwüstung verdeckt wurde.

6–8. Im Mälar-Gebiet befindet sich die Mistel gegenwärtig im Zustand starker Expansion. Dies ist das am meisten in die Augen fallende Resultat dieser Untersuchung. Die Expansion umfasst a) eine Erweiterung des Verbreitungsgebietes und b) ein bedeutendes Anwachsen der Individuenzahl.

a) Im 19. Jahrhundert kam die Mistel fast ausschliesslich auf Inseln im Mälarsee vor. Aus dieser Zeit sind vom Festland nur wenige Fundstellen bekannt. Jetzt sind über 4 000 Misteln von einer grossen Anzahl festländischer Fundstellen verzeichnet worden.

b) Wenigstens während der letzten Dezennien ist die Individuenzahl kräftig gestiegen. Dies ist im Laufe der letzten zwei Jahrzehnte ziffermässig festgelegt worden. An einer Anzahl von Fundorten stieg somit in den fünf Jahren von 1946 bis 1951 die Zahl der Misteln von 11 047 auf 17 869, und die der angegriffenen Bäume von 618 auf

838. Auf der Insel Högholmen gab es 1923 7 Misteln auf 2 Bäumen. Im Jahr 1945 waren die entsprechenden Ziffern 230 und 42, und im Jahre 1951 572 und 60. Auf der Südspitze der Insel Björnön stieg in 15 Jahren die Anzahl der Misteln um fast 400 % (Diagramm S. 448). Diese Vermehrung ist immer noch auf der Insel Björnö im Gange.

Drei Ursachen dieser Entwicklung werden diskutiert, nämlich I. der gesetzliche Schutz der Mistel seit 1910, II. veränderte Verhältnisse in Ackerbau und Forstwirtschaft und III. die sog. Klimaverbesserung. Ausserdem könnte eine Erhöhung der Zahl der samenverbreitenden Vögel von Bedeutung sein, davon weiss man aber nichts.

I. Der gesetzliche Schutz, der nur der Allgemeinheit gegenüber gilt, dürfte in Västmanland hauptsächlich für gewisse, besonders ausgesetzte Fundorte auf dem Festland von Bedeutung gewesen sein, hat aber natürlich auch die Grundbesitzer zur Vorsicht gemahnt.

II. An einer Anzahl von Fundstellen der Mistel hat der Weidegang aufgehört und die früher offene Vegetation ist dichter geworden. Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob dieses der Mistel geschadet oder genützt hat. Die Anzahl der Wirtsbäume ist allerdings gestiegen, doch leidet die Mistel andrerseits unter zu starker Beschattung. Sicher ist, dass eine starke Erhöhung der Frequenz der Mistel in Laubwaldgebieten stattgefunden hat, die der Gegenstand von ganz verschiedener Behandlung vom Menschen gewesen ist. Die Mistel ist also stark vermehrt a) auf der Insel Högholmen, wo licht gewachsene edle Laubbäume zu einem dichten Wald gewachsen sind, b) auf der Insel Tidö-Lindö, wo dichter Laubwald sehr licht geworden ist, und c) auf Saxgarn, wo der Wald während Jahrzehnte sein ursprüngliches Gepräge hat behalten dürfen. Die Kandelaberform mancher Linden zeugt davon, dass von ihnen früher Laubstreu gewonnen wurde, wobei auch Misteln haben abgeholzt werden können. Dies geschah jedoch nicht während der Zeit der hier beschriebenen Vermehrung der Mistel. Betreffs der Ernte der Mistel in älteren Zeiten sind keine Traditionen bekannt. Hier wird Troels-Smith (1960) Diskussion des Zusammenhanges zwischen den Mistelfrequenzen im Pollendiagramm und vorzeitlichem Ackerbau berührt.

III. Einige Mistelfundorte, wo der Parasit häufig ist, haben nachweisbar durch den gesetzlichen Schutz nichts gewonnen und haben

während der Zeit der Vermehrung der Mistel keine veränderte Behandlung erfahren. Aus diesem Grunde muss man nach einer allgemein gültigen Erklärung der generellen Erscheinung der Vermehrung der Mistel suchen. Die einzig denkbare ist eine Verbesserung des Klimas. Einer solchen hat Erkamo (1956) in Finnland eine ganze Menge von Veränderungen in der Pflanzenwelt zugeschrieben, während sie in Schweden bisher hauptsächlich als die Ursache radikaler Veränderungen von Ausbreitung und Frequenz im Tierreich betrachtet wurde.

Wenn von der „Klimaverbesserung" und ihrer Wirkung die Rede ist, wird sie oft als ein einheitlicher Vorgang dargestellt (Tabelle IV). Sie hat jedoch während verschiedener Perioden einen gänzlich verschiedenen Inhalt gehabt. 1. Seit 1750 ist die Mitteltemperatur des Januar um etwa 2,5° gestiegen, was hauptsächlich auf den seltener eintreffenden strengen Wintern beruht. Bereits diese Veränderung kann für die Mistel von gewissem Vorteil gewesen sein, obwohl die für diese Pflanze wichtigere Sommertemperatur lange Zeit konstant verblieb. 2. Seit 1850 ist auch die Frühjahrstemperatur etwas gestiegen, so dass sie jetzt etwa 1,5° höher ist. Von dieser Zeit an liegen Angaben über die Ausbreitung der Mistel vor, welche andeuten, dass diese sich seitdem erweitert hat. Seit 1850 ist auch die grosse Einwanderung von Vögeln und die Verschiebung ihrer Ausbreitung im Gang, die man der Klimaverbesserung zuzuschreiben pflegt. 3. Mit dem Beginn der 1930er Jahre und mit dem Höhepunkt schon in diesem Jahrzehnt begann eine Periode, in der auch eine wesentliche Erhöhung der Sommertemperatur hinzukam, welche für die Mistel besonders günstig war. Seit dieser Zeit haben sich auch die Misteln in beschleunigtem Masse vermehrt. Im Laufe dieser Zeit haben sich auch die Mistelbestände in Södermanland und bei Berga in Småland vermehrt.

9. Über die Voraussetzungen für Rassenbildung bei der Mistel. Die Anwendbarkeit der Mistel als klimatischer Indikator ist in gewisser Hinsicht von deren genetischer Einheitlichkeit abhängig. Nach Hafsten (1957) kann seit der Einwanderung der Mistel kaum einige grössere Veränderungen ihrer Widerstandsfähigkeit stattgefunden haben. Da jedoch bei der diözischen Mistel die Wechselbefruchtung unbedingt notwendig ist, kann diese eine reichliche Auswahl von Genen mit sich geführt haben, die hier im Norden in verschiedener Weise ausgeschaltet oder umkombiniert worden sein können. Die gewaltige Veränderung in der Individuenzahl, die in beson-

ders hohem Grade am Mistelbestand bei Berga in Småland beobachtet werden konnte, weist auf einen Faktor hin, der Selektion hervorruft. Im Jahr 1890 existierte dort der Parasit nur auf einer einzigen Linde, im Jahr 1939 hatte sich der Bestand von diesem Ausgangspunkt auf über 2000 Individuen auf 132 Bäumen vermehrt. Dann kamen die kalten Winter 1940–1942, welche vielleicht den Bestand wieder auf den bescheidenen Umfang von 1890 hätten reduzieren können, wenn nicht günstige Jahre vor und nach der Katastrophe den Misteln die Kraft gegeben hätten, von im Wirtsstamm überlebenden Teilen durch Adventivsprossen neue Kronen zu bilden. Eine derartige Schwankung in der Anzahl der Misteln kann kaum ein einmaliger Vorgang sein. Wahrscheinlich haben sich die Mistelpopulationen zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Orten in gleicher Weise vermehrt und vermindert. Der Vorgang lässt sich mit Dobzhanskys sogenannten Populationswellen vergleichen, die als für die Selektion bedeutungsvoll betrachtet werden.

10. Die Wirtspflanzen der Mistel in Schweden. In dem Gebiet wurden 32 verschiedene Wirtsarten notiert. Von diesen waren nur 12 in Schweden bereits bekannt. Die verschiedenen Wirtsarten, ihre relative Frequenz und die durchschnittliche Zahl der Misteln auf einer Wirtsart sind auf S. 461 verzeichnet.

11. Ist die Waldlinde (*Tilia cordata*) für das Vorkommen der Mistel in Schweden notwendig? Es hat sich gezeigt, dass in Skandinavien die Waldlinde als Wirtsbaum in höherem Grade dominiert, als man angenommen hatte. Sowohl in Norwegen als bei Berga sollen 75 % der Wirtsbäume *Tilia* sein. Am Mälarsee habe ich gefunden, dass von 1864 Wirtsbäumen 59 % *Tilia* sind und dass von 28634 Misteln 78 % auf dieser Baumart wachsen. Alle schwedischen Vorkommen der Mistel, die man seit dem Beginn des 19. Jahrhunderts kennt, sind an *Tilia* gebunden. Dasselbe gilt auch für die fossilen Vorkommen. Für Norwegen zeigte Hafsten, dass die Mistel während des späteren Abschnittes der atlantischen Zeit kulminierte, also der Zeit, die nicht nur durch ein klimatisches Optimum, sondern auch durch die Einwanderung von *Tilia* gekennzeichnet ist. Derselbe Forscher machte jedoch auch eine andere Beobachtung, die zu dem Vorhergehenden in einem verwirrenden Widerspruch steht: Die Pollenanalyse deutet darauf hin, dass die Einwanderung der Mistel nach Norwegen der von *Tilia* zeitlich vorausgegangen ist. Er selbst hebt hervor wie schwierig es ist herauszufinden, welche Bäume damals die Mistel beherbergen konnten. Von den Baumarten der Zeit sind

Alnus, Ulmus, Quercus und *Fraxinus* der Mistel nicht günstig und *Betula* ist auf jeden Fall heutzutage im Norden der Mistel nicht günstig. Versuchsweise äussert er den Gedanken, dass zu dieser Zeit die Föhren-Rasse der Mistel, *Viscum album* var. *Pini*, die jetzt in Norwegen fehlt, dort vorgekommen sein könnte. Aber auch dabei ergeben sich Schwierigkeiten, da die Föhren-Rasse wärmebedürftiger ist als die Mistel der Laubbäume, was dann nicht mit seiner Annahme übereinstimmt, dass die Temperaturforderungen der Mistel bei ihrer Einwanderung im grossen ganzen dieselben waren wie heute.

Kein anderes Gebiet von Schweden hat einen so reichen Bestand von *Tilia cordata* und *Acer platanoides* wie das Gebiet des Mälarsees (Palm 1958). Dieser Umstand dürfte zusammen mit dem günstigen Klima die hauptsächliche Erklärung für das Vorkommen der Mistel in diesem nördlichen Gebiet sein. Hier scheint kaum eine andere Baumart als *Tilia* als Ausbreitungszentrum des Parasiten geeignet zu sein. Möglicherweise könnte *Acer platanoides* diese Rolle spielen, die aber gegen den Angriff etwas widerstandskräftiger ist als *Tilia*. *Malus silvestris* und gewisse Arten von *Populus* werden sehr leicht angegriffen, haben aber eine zu geringe Verbreitung.

Das Vorhandensein von *Tilia* scheint also hier im Norden eine fast notwendige Bedingung für das Vorkommen der Mistel zu sein, wenigstens in grösseren Beständen. Könnte es sich nicht doch, trotz Hafstens bemerkenswerter Annahme der Einwanderung der Mistel vor *Tilia*, lohnen, in der Diskussion der klimatologischen Geschichte des Nordens, wo sowohl Mistel als auch *Tilia* eine wichtige Rolle gespielt haben, den intimen Zusammenhang zwischen diesen beiden Pflanzen zu berücksichtigen? Vielleicht liessen sich Indikationen für kurzdauernde Klimaveränderungen erhalten, wenn man die Pollenfrequenzen der temperatur-variablen Mistel denen der weniger temperatur-empfindlichen *Tilia* gegenüberstellte.

12. Andere Wirtspflanzen. *Quercus robur* ist oftmals als Wirt in Schweden erwähnt worden, doch wurde die Behauptung nie durch Funde bewiesen. Bezüglich *Ulmus glabra*, *Fraxinus excelsior* und *Alnus glutinosa* siehe S. 461. Als Wirt habe ich die Mistel mit Sicherheit nur in 4 Fällen beobachtet. In einem derselben blühte die parasitierende Mistel, obwohl sie nur 3 Jahre alt war. Gewöhnlich pflegt die Blüte erst bei 5–7jährigen Individuen einzutreten. Ausserdem sassen die Blumen in Triaden, nicht einzeln, wie das sonst normalerweise bei erstmalig blühenden Exemplaren der Fall ist. Diese Abkürzung des „Verstärkungsstadiums" der Mistel, das

meines Wissens früher nicht beschrieben worden ist, kann auf dem harmonischeren Verschmelzen von Wirt und Parasit beruhen, als dessen Folge die aufgewachsene Mistel dieselben physiologischen Bedingungen genoss, als ob sie ein Spross der Wirtsmistel gewesen wäre (Fig. 6). In Schweden ist die Mistel wie in Mitteleuropa auf *Prunus spinosa* und *Rosa* äusserst selten, doch ist sie hier im Gegensatz zu Mitteleuropa auf *Corylus avellana* und *Prunus padus* relativ häufig. Letzterer, der nach Wangerin (1937) niemals mehr als eine Mistel trägt, ist im Gebiet des Mälarsees oftmals reich mit solchen bewachsen. In einem Fall kamen nicht weniger als 49 Exemplare vor. Vielleicht wäre es zulässig hier von einer der Mistel günstigeren Rasse der *Prunus padus* zu sprechen?

13. Ist in Schweden die sog. Laubholzmistel in verschiedene, an verschiedene Wirtspflanzen angepasste Unterrassen geteilt? Das Verhalten der Mistel zu *Betula* ist hier ein anderes als vielerorts in Mitteleuropa. Im Mistelgebiet der Gegend des Mälarsees ist *Betula* (gewöhnlich *B. verrucosa*) als Wirt selten. Dies gilt auch für gewisse Gegenden von Mitteleuropa, während *Betula* in anderen Gegenden der allergewöhnlichste Wirt der Mistel sein kann. Diese Verschiedenheiten lassen sich nur durch die Annahme einer Rassendifferentiation entweder bei *Betula* oder bei der Mistel erklären. Einige Beobachtungen von fremden Misteln auf schwedischen Birken deuten darauf hin, dass *Betula* in diesem Absehen differentiiert sein kann. In Schweden liegt keinerlei Veranlassung vor an eine derartige Differentiation der Laubholzmistel in an verschiedene Wirtsbäume angepasste Rassen zu glauben, wie sich das Heinricher, in scharfem Widerspruch zu Tubeuf, für Deutschland vorstellte.

14. Ein immunologisches Rätsel. Bäume wie *Betula verrucosa* und *Ulmus glabra* werden in Schweden äusserst selten von der Mistel angegriffen. Wenn es jedoch geschieht, tritt der Parasit oft in Massen auf einem einzelnen Baum auf. *Ulmus* ist zahlreich im Mistelgebiet, aber nur ein Individuum ist angegriffen, dafür aber von 20 Misteln im Alter zwischen 1 und 19 Jahren. Sie haben den Baum also nicht anlässlich einer einmaligen Ansteckung angegriffen. Ein weiteres Beispiel: Das einzige angegriffene Exemplar von *Rosa* im Gebiet trägt zwei Misteln verschiedenen Alters. Verschiedene Erklärungen lassen sich denken: a) Sämtliche Misteln auf der angegriffenen *Ulmus* stammen von einem einzigen Exemplar, das sich mit seinen Rindenwurzeln vegetativ vermehrt hat. Dies ist aber nicht der Fall, da es keinen solchen Zusammenhang zwischen den Misteln gibt, die über

die ganze Krone verstreut und verschiedenen Geschlechts sind. b) Nach Heinricher existieren verschiedene Rassen der Mistel, die an verschiedene Wirtsarten angepasst sind. Diese Hypothese ist jedoch schon oben zurückgewiesen worden. c) Die Vögel bevorzugen gewisse Bäume, zu denen sie immer wieder zurückkehren, bis schliesslich der wiederholte Kontakt mit den die Mistelbeeren enthaltenden Exkrementen zu einem Resultat führt. Wenn dann eine Mistel hervorwächst, so stellt sie eine weitere Anziehung dar, die den Baum noch lockender macht. d) Man hat ausserordentliche Schwierigkeiten sich vorzustellen, dass die obengenannte, von Tubeuf begünstigte Annahme für einen Fall wie den von *Ulmus* gelten kann. Es hat eher den Anschein, als ob die erste Mistel, die auf *Ulmus* zur Entwicklung kam, eine Immunitätsbarriere durchbrochen hat. Nachdem dieser schwierig angreifbare Baum einmal infiziert war, scheint er seine Widerstandskraft völlig verloren zu haben. Im Zusammenhang mit Angriffen von Parasiten auf Pflanzen hat man den Versuch gemacht die Prinzipien anzuwenden, die von den Immunologen in Bezug auf den tierischen und menschlichen Körper befolgt werden. Dies ist betreffs der Mistel hauptsächlich für *Pyrus communis* getan worden, eine Wirtspflanze, die in gewissen Fällen auf den Angriff durch die Mistel äusserst heftig reagiert. Die Reaktion von *Ulmus* ist jedoch nicht die bei Tieren gewöhnliche Immunitätsreaktion, bei welcher die erste Infektion zu einer mehr oder weniger verstärkten Widerstandskraft gegen weitere Infektionen führt. Die Sachlage scheint im Gegenteil die zu sein, dass die erste Infektion eine Desensibilisierung hervorruft, die eine lebenslang andauernde Empfänglichkeit vorbereitet. Ich wage nicht mich darüber zu äussern, ob die schwer zu deutenden und sehr speziellen Resultate der Infektionsversuche an *Pyrus* zum Verständnis der hier behandelten Erscheinung werden führen können. e) Schliesslich kann man sich denken, dass diese infizierten Bäume eine selten vorkommende Gene tragen, was geschwächte Immunität bedeutet.

15. Der Kalk-Faktor. In Bezug auf verschiedene Länder in Nordwesteuropa hat man es so dargestellt, als ob das reichliche Vorhandensein von Kalk für die Ausbreitung der Mistel von Bedeutung wäre. Tubeuf steht dieser Theorie skeptisch gegenüber, und es erscheint sicher, dass dieser Nährungsbedarf keine allgemeine Gültigkeit besitzt. Im Norden liegen die Verhältnisse folgendermassen: Die heutigen Vorkommen der Mistel i Dänemark liegen auf Kalkboden, ebenso ausnahmslos die zahlreichen norwegischen Vor-

kommen am Oslo-Fjord, sowie die Mehrzahl der schwedischen Fundstellen ausserhalb des Mälar-Gebietes. In Letzterem gibt es keinen Kalkstein, wohl aber kalkhaltigen Lehm. Dieser findet sich jedoch in den an Misteln armen östlichen Teilen in grösserem Ausmasse als in den westlichen, wo Misteln zahlreich sind. Indessen hat auch im Westen der Boden eine recht gute Bonität mit pH-Werten zwischen 6 und 7. Es ist möglich, dass die Mistel wie so viele andere Pflanzen nahe der Grenze ihres klimatischen Bereiches in höherem Grad von Kalk abhängig ist.

16. Nahrungsaustausch der Mistel mit der Wirtspflanze. In den Jahren 1948–1949 wurde das ganze Laubwerk des *Tilia*-Bestandes auf der Insel Högholmen von den Larven des Spanners *Erannis defoliaria* aufgefressen. Während eines Monates waren die Bäume völlig ohne Laub. Die Misteln haben jedoch nie so üppig ausgesehen wie in diesem wahrhaftigen Spukwald. Dies kann als ein Zeichen verhältnismässiger Unabhängigkeit der Wirtspflanzen aufgefasst werden.

In den letzten Jahren haben viele Bäume im Mälar-Gebiet unter dem Angriff der Mistel schwer gelitten und nicht wenige sind gestorben. Dies steht im Widerspruch zu der früher betreffs der nordischen Länder vorgebrachten Behauptung, derzufolge dort nie ein durch Misteln beschädigter Baum beobachtet wurde. Die nun oft konstatierte Beschädigung ist dadurch zu erklären, dass in den letzten Jahrzehnten Hunderte von Bäumen einen intensiven Angiff durch Misteln erlitten haben. So lange die Misteln klein waren, tat es keinen Schaden, dass sie sich zu Hunderten ausbreiteten. Nachdem sie aber unter den jetzt herrschenden günstigen klimatischen Bedingungen zu voller Grösse ausgewachsen sind, blockieren sie die Transportwege der Äste des Baumes, die dann nicht genügend Wasser erhalten.

17–20. Die Vögel und die Ausbreitung der Mistel. Im Mälar-Gebiet sind nur drei Vogelarten für die Verbreitung der Mistel von Bedeutung. a) Neben dem Seidenschwanz (*Bombycilla garrulus*) ist der Krammetsvogel (*Turdus pilaris*) am wichtigsten. Eigentümlicherweise bezweifelt Tubeuf, der sich dabei auf ornithologische Sachkenntnis stützt, dass dieser Vogel in Deutschland die Mistel verbreitet. Wenn dies richtig sein sollte, verbleibt als einzige Erklärung die Annahme, dass diese verschiedenen Gebiete wenigstens zum grössten Teil von *Turdus pilaris*-Populationen mit verschiedenen Nahrungsgewohnheiten frequentiert werden. Das ist eine recht abenteuerliche Theorie, wenn auch bekannt ist, dass die meisten

fortziehenden schwedischen *Turdus pilaris* sich nach im Südwesten gelegenen Ländern und nicht nach Deutschland begeben. Eine Überprüfung der Beziehungen zwischen Vögeln und Misteln in Deutschland würde deshalb wertvoll sein. b) Der Verfasser konnte konstatieren, dass der Seidenschwanz (*Bombycilla garrulus*), der in grossen Scharen die Mistelbeeren sehr erfolgreich abweidet, ein regelmässigerer Besucher des Mistelwaldes ist als früher angenommen wurde. c) Die Misteldrossel (*Turdus viscivorus*), die auf dem Kontinent als der hauptsächliche Konsument der Mistelbeeren betrachtet wird, spielt im Norden, meist auf Grund ihres seltenen Vorkommens nur eine untergeordnete Rolle. Auf S. 484 findet sich eine Aufstellung über die relative Frequenz der die Beeren verbreitenden Vögel.

Ich habe nachgewiesen, dass die Beeren der Mistel einen ausnehmend hohen Gehalt an Askorbinsäure haben. Sowohl im Januar als auch im Mai beträgt er im Mittel 0,85 %. Im letztgenannten Fall waren die Beeren auf der Mistel fast ein Jahr lang gewachsen, ohne dass sich ihr Gehalt an Askorbinsäure vermindert hätte. Viele wilde Beeren enthalten eine beträchtliche Menge dieser Substanz, die ja mit Vitamin C identisch ist. Die Vögel fressen jedoch wahrscheinlich die Beeren nicht wegen dieser Substanz, welche sie selbst in ihrer Leber produzieren.

Die von mir beobachteten Vogelarten verbreiten die Mistelbeeren fast ausschliesslich auf endozoischem Weg. Baumwipfel können zuweilen mit den fadenförmigen Exkrementen der Vögel in solcher Menge behängt sein, dass man an einen mit glitzernden Fäden behängten Weihnachtsbaum denken kann. Viele derartige Exkrementfäden werden vom Regen fortgespült, bevor sich der Mistelleim am Stamme befestigen konnte. Seit langem ist bekannt, dass gewisse kleine Vögel die festgeklebten Samen fressen. Ich habe besonders die Blaumeise (*Parus caeruleus*) dabei beobachtet. Auf manchen Bäumen habe ich fast alle Samen durch Kleinvögel aufgefressen oder leergefressen gefunden, was sicherlich ein zwar regellos wirkendes, aber auf jeden Fall bedeutsames Hindernis für die Verbreitung der Mistel bildet.

Die Lokalisierung der Mistel im Mälar-Tal wird in hohem Grad von der Wahl des Sitzbaumes durch die Vögel bestimmt. Diese ziehen besondere Lagen vor, wie freistehende solitäre Bäume, Bäume in isolierten Gruppen und Alleen sowie auf Geländerücken und Höhen. Auf solchen mehr oder weniger freistehenden Bäumen fühlen sich die Vögel zu Hause, aber auch die Misteln.

Man könnte erwarten, dass die beweglichen, herumstreifenden Wintervögel die Mistel über weite Abstände verbreiten sollten. Dies scheint jedoch in der Regel nicht der Fall zu sein. Verschiedene Faktoren stehen einer weiteren Verbreitung hinderlich im Wege: 1) Die Verdauung der hier in Frage kommenden Vögel ist sehr rasch. 2) Die Vögel wollen gerne eine Weile sitzen bleiben und die Nahrung verdauen, wobei sie dann auch in der Regel den Darm entleeren. Ihr „Aktionsradius" wird aus diesem Grunde im allgemeinen klein. 3) Da die Mistel diözisch ist, muss wenigstens eine Mistel jedes Geschlechts vorhanden sein, damit ein neuer Bestand zur Vermehrung tauglich wird. 4) Die Zahl der weiblichen Misteln ist fast dreimal so gross als die der männlichen, was auch die Gründung neuer Bestände erschwert. 5) Schliesslich kann es eintreffen, dass die Vögel die Beeren an einem neu entstandenen Fundort nicht fressen, da sie nicht an dieselben gewöhnt sind. Dadurch wird die Vermehrung unmöglich gemacht.

Zufolge meiner Beobachtungen ist die Verbreitung über grössere Abstände selten. Sowohl bei Berga als auch im Mälar-Gebiet erstreckt sich die normale Verbreitung nur über einige Kilometer vom nächstgelegenen grösseren Mistelbestand, wobei die peripheren Bestände meist steril sind, da sie nur ein Geschlecht enthalten (siehe die Karte S. 434). Mir ist nur ein Fall bekannt, in welchem die Mistel an einer neuen Fundstelle in Entfernung von grösseren Mistelvorkommen, aber nur mit einem Individuum, aufgetreten ist. In diesem Fall ist sie höchst wahrscheinlich von in der Nähe künstlich gezogenen Misteln verbreitet oder von Menschenhand ausgesät worden. Trotz der Expansionskraft, welche die Mistel eben jetzt lokal aufweist, fehlen uns sichere Belege für eine Verbreitung über grössere Entfernungen.

21. Haltbarkeit und Keimen der Mistel. Viele Mistelbeere kann man noch Mitte Juli in den Misteln finden. Im Jahre 1961 waren immer noch Anfang August frische Beeren vom vorigen Jahre vorhanden. Von den dieser Zeit zum Boden gefallenen Beeren waren 97 % gekeimt. Keinem Keim aber war es gelungen, sich durch die Haut der Beeren zu brechen. Dazu war offenbar die Mitwirkung von Vögeln erforderlich! Samen mit 1, 2 und 3 Embryonen kamen in den Proportionen vor, die aus der Statistik in der Tabelle VI hervorgehen. Wahrscheinlich ist die Tendenz, eine grössere oder kleinere Anzahl Embryonen zu bilden, erblich.

22. Vermehrung durch Adventivsprossen. Schon früher wurde auf

die entscheidende Bedeutung der Adventivsprossen für die Existenz der Mistel im Norden hingewiesen, wenn die Mistel ein hartes Winterklima zu überstehen hat. Auch mechanische Beschädigung führt zur Bildung von Adventivsprossen. Dadurch lässt sich erklären, dass man auf einem Gut im Mälar-Gebiet von einem einzigen Baum während einer Reihe von Jahren jährlich bis zu 100 kg Mistel ernten konnte, die allmählich durch Adventivsprossen ersetzt worden ist.

23. Geschlechtsproportion. Eigentümlicherweise hat keiner der Hunderten von Forschern, die sich mit der Mistel beschäftigt haben, auf die konstante Disproportion in der Anzahl von männlichen und weiblichen Pflanzen hingewiesen. Daraus ersieht man, in welch geringem Grad diese Pflanze Gegenstand von Untersuchungen in der Natur war. Von zusammen 1 958 untersuchten Misteln waren 28,4 % männlichen und 71,6 % weiblichen Geschlechts. Das Zahlenverhältnis erinnert an den Spaltungstypus 3 : 1. Wenn diese Übereinstimmung von tieferer Bedeutung wäre, hätten wir hier einen einzig dastehenden Fall von Geschlechtsvererbung vor uns. Sie ist aber unmöglich. Eine Analyse des Verlaufs der Vererbung wird jedoch dadurch erschwert, dass nur eine begrenzte Anzahl der Embryonen zur Entwicklung in blütentragende Individuen imstande ist. Misteln von verschiedenen schwedischen Fundorten und auch deutsche Misteln sowohl der Laubholz- als der Föhren-Rasse zeigten ungefähr die gleiche Geschlechtsproportion. Bei den meisten diözischen Pflanzen ist diese Proportion recht veränderlich. Hier muss sie offenbar durch einen relativ konstanten Faktor geregelt werden. Aber über dessen Art wissen wir nichts. Hier in Schweden kann man sich der gelben Farbe bedienen, die besonders der Sonne ausgesetzte männliche Misteln im Winter annehmen, um die Geschlechter von einander zu unterscheiden, wenigstens in den Fällen, in denen sie nahe bei einander wachsen.

24–25. Die Mistel ist eine der am frühesten blühenden Frühlingsblumen. In Übereinstimmung mit Tubeuf, aber im Widerspruch dazu, was Strasburger (nach Tubeuf 1923 S. 381) in Bonn bemerkt hat, habe ich gefunden, dass die Blütezeit der Mistel dieselbe ist, ohne Rücksicht darauf ob sie auf der früh entwickelten *Corylus* oder auf der später zur Entwicklung kommenden *Tilia* wächst. Am 9. April 1960 waren etwa die Hälfte der Mistelblüten sowohl auf *Corylus, Prunus padus, Malus silvestris* als auf *Tilia* ausgeschlagen.

In schwedischen Floren wird gewöhnlich der Mai als die Blütezeit der Mistel angegeben, während nach meinen in den letzten 15 Jahren

durchgeführten Beobachtungen diese Rolle dem April zufällt. Diese Diskrepanz lässt sich teilweise dadurch erklären, dass die Blütezeit der Mistel infolge der Klimaverbesserung jetzt 1,5 Wochen früher beginnt. Auf jeden Fall muss es richtiger sein, die Blütezeit für Schweden als April-Mai anzugeben. Hier beginnt jedoch die Blütezeit der Mistel gleichzeitig mit der von *Anemone hepatica* und *Corylus*, während der See noch mit Eis bedeckt und der Boden noch gefroren ist. Die sekulare Klimaverbesserung kann vielleicht auch zu einer Revision der phänologischen Angaben für andere Pflanzen Veranlassung geben.

26 27. Die Bestäubung der Mistel. Ich habe versucht mir mit Hilfe von eigenen Experimenten eine Auffassung in der umstrittenen Frage der Bestäubung der Mistel zu bilden. Wie Pohl (1931) konnte ich feststellen, dass die weibliche Mistel reichliche Menge von Nektar hervorbringt. Im Gegensatz zu ihm habe ich Nektar in den männlichen Blüten nachgewiesen, obgleich in unbedeutender Menge. (Diese Beobachtung wurde mit Hilfe von Clinistix gemacht, ein für Glucose spezifisches Reagens.) Statt dessen hat die Blüte der männlichen Mistel einen viel stärkeren Duft, und während die weiblichen Blüten keine visuellen Lockorgane besitzen, haben die männlichen wenigstens im Norden ausser der gelblichen Farbe meist auch einen extrafloralen Schauapparat, der aus einem unmittelbar unterhalb der Blüte sitzenden, mehr oder weniger intensiv gelben Internodium besteht. Die Mistel ist also eine getrenntgeschlechtliche Pflanze, bei der nur die weibliche Blüte reichliche Mengen Nektar, dafür aber wenig Duft und Farbe hat, während die männliche Blüte verhältnismässig unbedeutende Mengen Nektar, dafür aber starken Duft und oftmals auch starke Färbung besitzt. Wenn entomogame Pflanzen sekundär diözisch werden, dann müssen nach Knoll (1956) sowohl die männlichen als auch die weiblichen Blüten die Fähigkeit Nektar zu produzieren behalten, damit die Bestäubung durch Insekten auch weiterhin fortsetzen kann. Die männlichen Misteln scheinen mit genauer Not diese Bedingung zu erfüllen. Der Pollen der Mistel ist ein typischer Insektenpollen mit Stacheln und einer reichlichen Menge von Kittsubstanz. Die Pollenkörner haften fest aneinander, wie es sich aus einem sog. Fallbild, Fig. 15, ersehen lässt.

Die Blüten der Mistel werden von zwei Typen von Insekten besucht. Der eine besteht aus Bienen und Hummeln, welche nur die männlichen Blüten besuchen und dort Pollen holen. Im Jahr 1960 sah ich zum ersten Mal Hummeln auf Mistelblüten, damals aber

recht allgemein. Es handelte sich um *Bombus terrestris*. Früher waren Hummeln nur ein einziges Mal beobachtet worden. Damals war es *B. lapidarius* (Heinricher). Die Bestäubung wird von Fliegen verschiedener Art und Grösse besorgt, vermutlich auch von einer Anzahl sehr kleiner Dipterenarten. Pohl erklärt die Spezialisierung der Bienen auf die männlichen Blüten, indem er annimmt, dass sie ungleich den Fliegen die dickflüssige Konsistenz des Nektars in den weiblichen Blüten nicht schätzen. Als eine alternative Erklärung möchte ich vorschlagen, dass der schwache Duft der weiblichen Blüten unterhalb der Reizschwelle der Bienen liegt. Nach v. Frisch ist der Geruchssinn der Bienen im Vergleich mit dem vieler anderer Insekten schwach und am ehesten mit dem des Menschen vergleichbar. Fliegen pflegen einen besser entwickelten Geruchssinn zu haben. An manchen kühlen Tagen, wenn die menschliche Nase den Duft der männlichen Blüten kaum, den der weiblichen aber überhaupt nicht wahrnahm, suchten Fliegen Blüten beider Geschlechter auf, wobei sie sich mit der grössten Wahrscheinlichkeit vom Geruchssinn leiten liessen. Es erschien recht wahrscheinlich, dass der schwache Duft der weiblichen Blüten den Geruchssinn der Bienen nicht einmal an mässig warmen Tagen zu reizen imstande ist, aber vielleicht dann wenn es sehr heiss wäre. Diese Hypothese erhielt eine gewisse Bestätigung an einem sehr warmen Tag im März, als auch die weiblichen Blüten und zwar ebenso oft wie die männlichen Blüten von den Bienen besucht wurden. Aber Ribbands (1953) hat v. Frischs Untersuchungen über den Geruchssinn verworfen. Er meint, dass der Geruchssinn der Bienen viel besser ist als v. Frisch glaubte. Wenn dies auch dem Duft der Mistelblüte gilt, hat die eben erbrachte Theorie keinen reellen Grund.

Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die Mistelblüten durch Fliegen bestäubt werden, die trotz des während der Blütezeit oft schlechten Wetters eine perfekte Arbeit ausführen. An das Vorkommen von Bestäubung durch den Wind in grösserem Ausmass kann man u. a. aus folgenden Gründen nur schwer denken: a) Die gebildeten Pollenmengen sind recht klein, b) der zusammenhaftende Pollen bildet nur wenige Verbreitungseinheiten, c) an windstillen, sonnigen Tagen tragen die Bienen mächtige Mengen von Pollen zu ihren Stöcken. Es ist nicht unmöglich, dass auch der Mistelpollen, den man in Mooren angetroffen hat, von Insekten dorthin gebracht worden sein kann.

Durch den Nachweis von einer oder mehreren Beeren auf weib-

lichen Misteln, die weit von männlichen Misteln wuchsen, konnte ich zeigen, dass der Pollen über Abstände von Hunderten von Metern und in einem Falle 2 000 Meter weit transportiert werden konnte. Die Fruchtbildung dürfte hier weder auf Apomixis noch auf Abweichungen von der Diözie beruhen. Da für den Transport durch den Wind nur eine geringe Zahl von Verbreitungseinheiten zur Verfügung steht, dürfte diese Fernbestäubung in den meisten Fällen von Fliegen bewirkt worden sein.

28. Die Zukunft der Mistel. Im Laufe des vergangenen Jahrhunderts sind verschiedene Mistelvorkommen in Schweden ausgestorben und mehrere der noch vorhandenen scheinen keine weiteren Entwicklungsmöglichkeiten zu haben, u. a. aus dem Grund, dass sie nur ein Geschlecht enthalten. Dagegen sind die Bestände bei Berga und am Mälarsee sehr lebenskräftig. Aber auch für ihr Weiterbestehen ist es notwendig, dass *Tilia cordata*, die hier anscheinend unumgänglich nötige Wirtsart, bewahrt wird. In Hinsicht auf seinen ökonomischen Wert wird dieser Baum fast als Unkraut betrachtet, dessen Zukunft von der Grosszügigkeit des Bodenbesitzers abhängig ist. Glücklicherweise sind recht viele Fundstellen der Mistel durch das Gesetz oder in anderer Weise geschützt. Nach dem totalen gesetzlichen Schutz gewisser, an *Viscum* und *Tilia* reicher Inseln im Mälarsee lässt sich erwarten, dass dort die weitere Entwicklung zu einer urwaldartigen relativen Gleichgewichtslage führen wird. Die daraus entspringende Vegetation wird wahrscheinlich viele gemeinsame Züge aufweisen mit der durch Pollenanalyse in dem nahe gelegenen Moor von Mogetorp belegten Vegetation der postglazialen Wärmeperiode (M.-B. Florin) in der *Viscum* zusammen mit viel *Tilia* und anderen edlen Laubbäumen vorkam. Diese Kombination dürfte vormals in Schweden eine weite Verbreitung gehabt haben.

29. Eine Zusammenfassung der in Västmanland vorgenommenen Inventierung der Misteln findet sich auf S. 518.

31. Literatur.

Es ist mir zuletzt eine besondere Freude Herrn Professor G. Einar Du Rietz, Chef des Pflanzenbiologischen Instituts zu Uppsala, und Fil. Lic. Margareta Witting-Du Rietz für bereitwillig geleistete Hilfe bei der Entstehung dieser Arbeit zu danken.

I det döda vinterlandskapet ute på Mälaröarna är misteln ett framträdande inslag. Saxgarn, mars 1951.

På ön Saxgarn fanns vid slutet av 1800-talet föga mistel, nu däremot tusentals. Många träd är fullständigt överlupna och delvis svårt skadade. Eftersom miljön föga har ändrats, torde ökningen ha berott på ett ändrat klimat. I sin groteska förvridenhet erbjuder dessa gamla mistellindar en bild av vild skönhet, som kan leda tanken till värmetidens lindurskogar. Mars 1952.

Sidensvansar i totalinfekterad lind. Matsmältning och exkremering pågår. Saxgarn, Ryttern, 5 mars 1950.

Honmistel (med bär) parasit på 20-årig hanmistel. Jämför också de nyanlagda blomknopparna: honans smala, spetsiga med hanens mera rundade. Tidö-Lindö, Ryttern, jan. 1951.

32. Litteraturförteckning.

Ahlfvengren, F. E., 1924: Hallands växter. Förteckning över fanerogamer och kärlkryptogamer. — Hälsingborg.

Almborn, O., 1957: Blekinges växtvärld. — Natur i Blekinge. Uppsala.

Almquist, E., 1929: Upplands vegetation och flora. — Acta Phytogeogr. Suec., 1. (Diss.) Uppsala.

Altevoigt, R., 1953: Untersuchungen über das optische Differenzierungsvermögen der Amsel, *Turdus merula* L. — Journ. f. Ornithologie, 94.

Andersen, A., 1954: Two standard pollen diagrams from south Jutland. — Danm. Geol. Unders., 2. Række, Nr. 80.

Andersson, G., 1889: Studier öfver torfmossar i södra Skåne. — Bih. t. K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd 15, Afd. 3, N:o 3 (1890).

Atlas över Sverige, 1953 (huvudred. M. Lundqvist). — Kartogr. Inst., Stockholm.

Bessey, O. A., 1938: A method for the determination of small quantities of ascorbic acid and dehydroascorbic acid in turbid and colored solutions in the presence of other reducing substances. — Journ. of Biol. Chem., 126.

Brouwer, W., & Stählin, A., 1955: Handbuch der Samenkunde für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwirtschaft. — Frankfurt a. Main.

Cain, S. A., 1944: Foundations of plant geography. — New York.

Chester, K. S., 1933: The problem of acquired physiological immunity in plants. — The Quarterly Review of Biol., 8.

Coaz, J., 1918: Über die Verbreitung der Mistel (*Viscum album* L.) in der Schweiz. — Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch., 16.

Correns, C., 1928: Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. — Handb. d. Vererbungswiss., 2. Berlin.

Cube, A., 1950: Anteckningar om sidensvansens, *Bombycilla garrulus* (L.), biologi. — Vår Fågelvärld, 9, Nr 4.

Dahlgren, K. V. O., 1915: Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. — Sv. Bot. Tidskr., 9.

Danielsen, A., 1957: Misteltein, en original plante. — Naturen, 81.

Detlefsen, D. (rec.), 1866–1882: C. Plinii Secundi Naturalis Historia. — Berolini.

Dircksen, R., 1954: Bevingade resenärer. — Stockholm.

Dobzhansky, Th., 1951: Genetics and the origin of species. 3rd ed. — New York.

Domeij, Å., 1948: Mönsteråstraktens växtvärld. — Stranda Härads Hembygdsfören. Årsskr. 1947–1948.

Dybeck, R., 1845: Blommor ur en Svensk Örtekrans. — Runa.

Ehrenroth, B., 1961: En skadad sidensvans. — Fältbiologen, 14, Nr 1.

Engström, Kj., 1956: Stockholms fågelliv. — Stockholm.

Eriksson, E., 1961: Atmosfärisk kemi. — Svensk Naturvetenskap. Statens Naturvet. Forskningsråds Årsbok, 14.

Erkamo, V., 1956: Untersuchungen über die pflanzenbiologischen und einige andere Folgeerscheinungen der neuzeitlichen Klimaschwankung in Finnland. — Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. 'Vanamo', 28: 3.

Florin, M.-B., 1957: Pollen-analytical evidence of prehistoric agriculture at Mogetorp neolithic settlement, Sweden. — K. Vitterh. Hist. Antikv. Akad., Monografiser.

Frazer, J. G., 1925: Den gyllene grenen. Översättn. fr. engelskan.

Frisch, K. v., 1956: Binas liv. Översättn. fr. 5:e tyska uppl. — Stockholm.

Fröman, I., 1932: De nordligaste lokalerna i Sverige för vild murgröna (*Hedera helix* L.). I. — Sv. Bot. Tidskr., 26.

Fægri, K., 1944: Mikroklimatologiske problem ved botaniske undersøkelser. — Bergens Museum, Lokalklima — Mikroklima — Bioklima.

Gandil, Ch., 1950: Misteltenen, *Viscum album* L. — Dansk Dendrol. Årsskr., 1.

Gertz, O., 1944: Bidrag till Skånes Flora. 27. Förekomsten av *Viscum album* i Skåne. — Bot. Not.

—»—, 1945: Misteln i Skåne. Ett tillägg. — Ibid.

Gross, H., 1931: Beiträge zur Kenntnis des Vorkommens der Mistel in Ost- und Westpreussen. — Ber. d. Westpreuss. Bot.-Zool. Ver. Danzig.

Guérin, Ch., 1892: Notes sur quelques particularités de l'histoire naturelle du Gui (*Viscum album*). — Bull. Soc. Linn. Normandie, 4° Sér., 6.

Gäumann, E., 1951: Pflanzliche Infektionslehre. Lehrbuch der allgemeinen Pflanzenpathologie für Biologen, Landwirte, Förster und Pflanzenzüchter. 2. Aufl. — Basel.

Gäumann, E., & Péter-Contesse, J., 1951: Neuere Erfahrungen über die Mistel. — Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen, 102.

Hafsten, U., 1956: Pollen-analytic investigations on the late quaternary development in the inner Oslofjord area. — Univ. i Bergen, Årbok 1956, Naturvid. Rekke, Nr. 8.

—»—, 1957: Om mistelteinens og bergflettens historie i Norge. — Blyttia, 15.

Hanson, S., 1950: Natur kring Kalmar. — Natur i Småland. Göteborg.

Hanssen, J., 1933: Mistelteinen i Norge. — Nyt Mag. f. Naturvid., 72.

Hartman, C., 1879: C. J. Hartmans Handbok i Skandinaviens flora. I. Fanerogamer och ormbunkar. 11. uppl. — Stockholm.

Heinricher, E., 1911: Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel. — Centralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., 2. Abt., 31.

—» —, 1913: Ernährungsphysiologische Rassen der Mistel. — Kosmos, 2.

—»—, 1917: Der Kampf zwischen Mistel und Birnbaum. Immune, unecht immune und nicht immune Birnrassen; Immunwerden für das Mistelgift früher sehr empfindlicher Bäume nach dem Überstehen einer ersten Infektion. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., 93.

—»—, 1919: Ist die Mistel (*Viscum album* L.) wirklich nur Insektenblütler? — Flora, N. F., 13.

—»—, 1919 *b*: Ein Versuch, Samen, allenfalls Pflanzen, aus der Kreuzung einer Laubholzmistel mit der Tannenmistel zu gewinnen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 37.

—»—, 1920: Wie erfolgt die Bestäubung der Mistel; scheiden ihre Blüten wirklich Nektar ab? — Biol. Zentralbl., 40.

Heintze, A., 1916: Om endozoisk fröspridning genom trastar och andra sångfåglar. — Sv. Bot. Tidskr., 10.

Holmström, C. T., Henrici, P., Rosenberg, E., & Söderberg, R., 1944: Våra fåglar i Norden, 2. — Stockholm.

Horne, E., 1916: Notes on mistletoe. — Journ. of Botany, 54.

—»—, 1923: Pollination of *Viscum album*. — Ibid., 61.

Hultén, E., 1950: Atlas över växternas utbredning i Norden. Fanerogamer och ormbunksväxter. — Stockholm.

Hård av Segerstad, F., 1924: Sydsvenska florans växtgeografiska huvudgrupper. — (Diss.) Malmö.

Härtel, O., 1937: Über den Wasserhaushalt von *Viscum album* L. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 55.

Iversen, J., 1944: *Viscum*, *Hedera* and *Ilex* as climate indicators. — Geol. Fören. Förhandl., 66: 3.

Iverus, J. E. D:son, 1877: Beskrivning över Västmanlands fanerogamer och thallogamer. — Upsala.

Jekyll, G., 1919: Pollination of *Viscum album*. — Journ. of Botany, 57.

Jorgensen, S., 1954: A pollen analytical dating of Maglemose finds from the bog Aamosen, Zealand. — Danm. Geol. Unders., 2. Række, Nr. 80.

Karvik, N.-G., 1951: Natur på Kålland. — Natur i Västergötland. Göteborg.

Kerner v. Marilaun, A., 1891: Pflanzenleben, 2. — Leipzig.

Kirchner, O., 1893: Ueber einige irrtümlich für windblütig gehaltene Pflanzen. — Jahresh. d. Ver. f. Vaterländ. Naturk. in Württemberg, 49.

Klein, E. J., 1915: Die Mistel (*Viscum album*) und ihre Verbreitung im Grossherzogtum Luxemburg. — Festschr. z. Feier d. 25jähr. Besteh. d. Ges. Luxemburger Naturfreunde.

Knoll, F., 1930: Über Pollenkitt und Bestäubungsart. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. — Zeitschr. f. Botanik, 23.

—»—, 1956: Die Biologie der Blüte. — Berlin.

Krok, Th. O. B. N., & Almquist, S., 1956: Svensk flora. I. Fanerogamer och ormbunksväxter, 24. uppl. Ed. E. Almquist. — Stockholm.

Kronfeld, M., 1887: Zur Biologie der Mistel (*Viscum album*). — Biol. Centralbl., 7.

Kugler, H., 1955: Einführung in die Blütenökologie. — Leipzig.

Kölreuter, J. G., 1763: Fortsetzung der vorläufigen Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. — Leipzig.

Lagerberg, T., 1947: Vilda växter i Norden, 2. 2. uppl. — Stockholm.

Lange, A., 1931: Misteltenen. — Haven, 31.

Langlet, O., 1935: Till frågan om sambandet mellan temperatur och växtgränser. — Medd. fr. Statens Skogsförsöksanst., 28.

Laurent, E., 1890: Influence de la nature du sol sur la dispersion du Gui (*Viscum album*). — Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 29.
—»—, 1899: Essais relatifs à la dispersion du Gui en Belgique. — Ibid., 38.
—»—, 1900: De l'influence du sol sur la dispersion du Gui et de la Cuscute en Belgique. — Bull. de l'Agricult., 16.
—»—, 1901: Über das Vorkommen eines Giftstoffes in den Beeren, den Samen und den Keimpflanzen der Mistel. — Compt. Rend. de l'Acad. Sci. Bruxelles.
Lehnartz, E., 1952: Einführung in die chemische Physiologie. 10. Aufl. — Würzburg.
Lid, J., 1944: Norsk Flora. — Oslo.
Liljequist, G. H., 1943: The severity of the winters at Stockholm 1757–1942. — Medd. fr. Statens Met.-Hydr. Anst., Ser. Upps., N:r 46.
Lindman, C. A. M., 1890: Einige Notizen über *Viscum album*. — Bot. Centralbl., 44.
—»—, 1926: Svensk Fanerogamflora, 2. uppl. — Stockholm.
Lindquist, B., 1931: Den skandinaviska bokskogens biologi. — Svenska Skogsvårdsfören. Tidskr. (Diss.)
—»—, 1953: Lönn och lind. — I Arnborg-Hustich, Våra träd. Stockholm.
Lindstam, C. S., 1931: Ur Smålands flora. — Bot. Not.
Linné, C. v., 1745: Flora Svecica. — Stockholmiae.
—»—, 1747: Wästgöta-Resa. — Stockholm.
Linskens, H., 1956, 1958: Physiologie der Fortpflanzung und Sexualität. — Fortschr. d. Botanik, 18, 20.
Loew, E., 1890: Notiz über die Bestäubungseinrichtungen von *Viscum album*. — Bot. Centralbl., 43.
Lohmeyer, W., 1955: Ein bemerkenswerter Fundort der Mistel (*Viscum album*) im Kreise Nienburg. — Mitt. d. Florist.-Soziol. Arbeitsgem., hrsg. von R. Tüxen, N. F., H. 5. Stolzenau/Weser.
Lugg, J. W. H., 1942: The use of formaldehyde and 2,6-dichlorphenol-indophenol in the estimation of ascorbic acid and dehydroascorbic acid. — Austral. Journ. of Exp. Biol. and Med. Sci., 20.
Lunde, G., 1940: Vitamine in frischen und kondensierten Nahrungsmitteln. — Berlin.
Lyttkens, A., 1916: *Viscum album* L. — Mistel. En parasit på frukt- och parkträd samt skogsträd. — Pomol. Fören. Årsskr., 17.
Lönnberg, E., 1918: Den sista misteln på Stora Eken norr om Läckö. — Fauna och Flora.
Mikkelsen, V. M., 1949: Præsto Fjord. The development of the post-glacial vegetation and a contribution to the history of the Baltic Sea. — Dansk Bot. Ark., 13: 5.
—»—, 1954: Studies on the sub-atlantic history of Bornholm's vegetation. — Danm. Geol. Unders., 2. Række, Nr. 80.
Naturvern i Norge 1959 (tr. 1960): Østlandske Naturvernforening. Misteltenen ved Horten.
Naumann, J. F., 1905: Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, 1. Hrsg. C. R. Hennicke. — Gera.

Nelson, A., 1939: Olaus Rudbecks Atlantica. Svenska originaltexten. Andra delen. — Lychnos-Bibl., 2: 2. Uppsala.
Neuman, L. M., 1901: Sveriges Flora. — Lund.
Niethammer, G., 1937: Handbuch der deutschen Vogelkunde, 1. — Leipzig.
Otterlind, G., 1954: Flyttning och utbredning. Ett bidrag till kännedomen om den skandinaviska fågelfaunans utbredningsdynamik. — Vår Fågelvärld, 13.
Paine, L. A., 1950: The susceptibility of pear trees to penetration and toxic damage by mistletoe. — Phytopath. Zeitschr., 17.
Palm, Th., 1958: Levande minnen från värmetidens lövskogar — insektrelikter vid Mälaren. — Natur i Västmanland. Uppsala.
Pettersson, Bengt, 1958: Dynamik och konstans i Gotlands flora och vegetation. — Acta Phytogeogr. Suec., 40. (Diss.) Uppsala.
Pisek, A., 1923: Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwi cklungder Mistel (*Viscum album*). — Jahrb. f. Wiss. Botanik, 62.
Plateau, F., 1908: Note sur l'implantation et la pollination du Gui (*Viscum album*) en Flandre. — Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 45,
Plinius: se Detlefsen, D.
Pohl, F., 1931: Zur Ökologie der Blüten von *Viscum album* L. — Beih. z. Bot. Centralbl., 47, 1. Abt.
Pora, E., Pop, E., Rosca, D., & Radu, A., 1957: Der Einfluss der Wirtspflanze auf den Gehalt an hypotensiven und herzwirksamen Prinzipen der Mistel. — Die Pharmacie, 12.
Post, H. v., 1844: Westra Mälarstrandens Cotyledoner iakttagne och antecknade 1839–43. — Bot. Not.
Ribbands, C. R., 1953: The behaviour and social life of honeybees. — London.
Rosenberg, E., 1953: Fåglar i Sverige. — Uppsala.
Rudbeck, Olaus: se Nelson, A.
Samuelsson, G., 1915: Über den Rückgang der Haselgrenze und anderer pflanzengeographischer Grenzlinien in Skandinavien. — Bull. Geol. Inst. Upsala, 13.
—»—, 1923, 1925: Växtlokaler från Västmanland. I, II. — Sv. Bot. Tidskr., 17, 19.
Samuelsson, G., 1958, 1959: Phytochemical and pharmacological studies on *Viscum Album* L. 1–3. Svensk Farmaceut. Tidskr., 62, 63.
Schiöler, S., 1933: »Fridlyst enligt lag.» En undersökning av uppländska fridlysningars effektivitet. — Sveriges Natur.
Scholl, R., 1957: Weitere Untersuchungen über Veränderungen der Reaktionslage des Birnbaumes (*Pirus communis* L.) gegenüber der Mistel (*Viscum album* L.). — Phytopath. Zeitschr., 28.
Selander, S., 1948: Misteln, Upplands märkligaste växt. — Natur i Uppland. Göteborg.
Senn, G., 1913: Der osmotische Druck einiger Epiphyten und Parasiten. — Verhandl. d. Naturf. Ges. Basel, 24.
Sjörs, H., 1956: Nordisk växtgeografi. — Stockholm.
—»—, 1961: Från växtgeografins arbetsfält. — Svensk Naturvetenskap 1961. Statens Naturvet. Forskningsråds Årsbok, 14.

Skårman, J. A. O., 1925: Några ord om misteln (*Viscum album* L.) i Västergötland. — Sv. Bot. Tidskr., 19.
Stålfelt, M. G., 1960: Växtekologi. — Stockholm.
Suneson, S., & Sandegren, R., 1948: Ett fynd av fossil mistel, *Viscum album* L., i Värmland. — Sv. Bot. Tidskr., 42.
Svärdson, G., 1955: Populationsdynamik. — Statens Naturvet. Forskningsråds Årsbok, 9.
Sylvén, N., 1945: Härdigheten hos barrträden i våra parker och planteringar. — Lustgården 1944–45.
Thedenius, K. F., 1871: Flora öfver Uplands och Södermanlands fanerogamer och bräkenartade växter. — Stockholm.
Tomann, G., 1906: Vergleichende Untersuchungen über die Beschaffenheit des Fruchtschleimes von *Viscum album* L. und *Loranthus europaeus* L. und dessen biologische Bedeutung. — Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Abt. 1, 115.
Troels-Smith, J., 1960: Ivy, mistletoe and elm. Climate indicators — fodder plants. — Danm. Geol. Unders., 4. Række, Bd 4, Nr 4.
Troilius, A. M., 1860: Om Westeråstrakten i botaniskt afseende. — (Diss.) Stockholm.
Tubeuf, K. v., 1923: Monographie der Mistel. — München.
Turesson, G., 1932: Die Pflanzenart als Klimaindikator. — K. Fysiogr. Sällsk. i Lund Förhandl., 2: 4.
Ursing, B., 1944: Svenska växter i text och bild. Fanerogamer. — Stockholm.
Wahlin, B., 1951: Botaniska strövtåg i Östergyllen. — Sveriges Natur.
Waldén, H. W., 1956: Hassel i Malung. Ett diskussionsinlägg. — Sv. Bot. Tidskr., 50.
Wall, W. A., 1844: Om vegetationen i Westmanland. — Bot. Not.
—»—, 1852: Westmanlands Flora. — Stockholm.
Walldén, B., 1955: Västeråstraktens växt- och djurliv. — Västerås.
—»—, 1956: Misteln på nära håll. — Sveriges Natur 1956, H. 3.
—»—, 1958: Mälaren, mälaröar och misteln. — Natur i Västmanland. Uppsala.
Walter, H., 1929: Die Winterschäden an unseren immergrünen Pflanzen während der Kälteperiode Januar–März 1929 und ihre Ursachen. — Die Naturwissensch., 17.
Wangerin, W., 1937: *Loranthaceae.* — Kirchner, Loew & Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. 11, 1. Abt. Stuttgart.
Weir, J. R., 1916: Mistletoe injury to conifers in the Northwest. — U.S. Dept. of Agricult., Bull. No. 360.
Werth, E., 1923: Über die Bestäubung von *Viscum* und *Loranthus* und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen. I, II. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 41.
Westergaard, M., 1958: The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. — Advances in Genetics, 9.
Wiger, J., 1943: Mistelskogen i Berga och andra mistellokaler i Kalmar län. — Medd. fr. Kalmar Naturvet. Sällsk.

—»—, 1945: Misteln i östra Småland. — Sveriges Natur.
Wollert, A., 1936: Misteln, Västmanlands landskapsblomma. — Västmanl. Fornminnesfören. Årsskr., 24.
Ångström, A., 1938: Lufttemperatur och temperaturanomalier i Sverige 1901–1930. — Medd. fr. Statens Met.-Hydr. Anst., 7: 2.
—»—, 1958: Sveriges klimat. 2. uppl. — Stockholm.
—»—, 1961: Det geofysiska årets facit. — Understreckare i Svenska Dagbladet den 20 maj 1961.
Öster, J., & Linnman, G., 1949: Två nya svenska fyndlokaler för fossilt pollen av *Viscum album* L. — Geol. Fören. Förhandl., 71: 2.

ALMQVIST & WIKSELL 16173303